ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 78

11

НОЯБРЬ

„НАУКА”
С.-ПЕТЕРБУРГ
1993

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*),
К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*),
И. Ю. Сумерина (*отв. секретарь*), М. Ф. Данилова, Т. В. Егорова, С. Г. Жилин,
В. С. Ипатов, Л. И. Малышев, Л. И. Орёл, М. Г. Пименов, С. С. Харкевич, Г. П. Яковлев

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*),
A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
I. Yu. Sumerina (*Secretary*), M. F. Danilova, T. V. Egorova, S. G. Zhilin, V. S. Ipatov,
S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, L. I. Oryol, M. G. Pimenov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), Горовой П. Г. (Владивосток), Ч. Джеффри (Лондон), Р. В. Камелин
(С.-Петербург), З. В. Карамышева (С.-Петербург), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси),
К. М. Сытник (Киев), В. Н. Тихомиров (Москва), Х. Х. Трасс (Тарту),
Б. А. Юрцев (С.-Петербург)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andrejev (Moscow), I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantzev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), Gorovoy P. G. (Vladivostok), Ch. Jeffrey (London), R. V. Kamelin (St.
Petersburg), Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), G. Sh. Nakhutzrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik
(Kiev), V. N. Tikhomirov (Moscow), H. H. Trass (Tartu), B. A. Yurtzev (St. Petersburg)

Ответственный редактор номера А. Е. Васильев

Зав. редакцией *Е. Б. Смирнова.* Технический редактор *О. Б. Мацылевич*
Корректоры *Г. Д. Адейкина* и *М. В. Орлова*

Изготовление оригинал-макета ГП «Слово»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12
Тел. (812) 213-35-59

Компьютерная верстка *Г. В. Лебедевой*

Сдано в набор 11.08.93. Подписано к печати 18.11.93. Формат 70×100 $^{1}/_{16}$.
Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 11.70.
Усл. кр.-отт. 11.94. Уч.-изд. л. 13.80. Тираж 1223. Тип. зак. 324. С 619.

Санкт-Петербургская издательская фирма ВО «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 ВО «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

© Издательство «Наука»
Ботанический журнал, 1993 г.

УДК 581.9 (479)
© 1993

Н. Н. Портениер

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ БАССЕЙНА РЕКИ ЧЕРЕК БЕЗЕНГИЙСКИЙ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАВКАЗ).
II. ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ

N. N. PORTENIER. THE GEOGRAPHICAL ANALYSIS OF FLORA OF THE CHEREK BEZENGIYSKIY RIVER BASIN (CENTRAL CAUCASUS). II. GEOGRAPHICAL ELEMENTS

Данная статья является продолжением работы по географическому анализу флоры Безенгийского ущелья. В ней приводится характеристика ранее выделенных нами географических элементов, рассматриваются особенности распределения видов этих элементов по типам эко- и биотопов, высотным поясам. Подтверждается бореальный характер флоры Центрального Кавказа, бореальные виды господствуют как в структуре флоры Безенги в целом, так и в сложении основных типов растительности и флор отдельных поясов. Среди бореальных в большинстве случаев преобладают виды кавказского географического элемента.

На основе представления о географических элементах как характерных компонентах флор тех или иных фитохорионов для фитогеографического анализа флоры Безенги нами (Портениер, 1993) выделено 13 основных географических элементов (голарктический, палеарктический, общебореальный, циркумбореальный, евро-сибирский, евро-кавказский, понтическо-южносибирский, эвксинский, кавказский, общедревнесредиземноморский, средиземноморский, ирано-туранский, плюрирегиональный), характеристика которых и приводится далее.

1. **Голарктический.** Виды, относимые к этому географическому элементу, встречаются во всех или почти во всех областях Голарктического царства флоры. Таких видов в исследуемой флоре 68 (4. 67%), 10 из них имеют арктомонтанный тип ареала (*Thalictrum alpinum* L., *Sagina saginoides* (L.) Karst., *Polygonum viviparum* L., *Lloydia serotina* (L.) Reichenb. и др.). Виды этого элемента более или менее равномерно распределяются по выделяемым нами типам эко- и биотопов: 15 из них — обитатели скал, осыпей, галечников, разного рода открытых, пионерных группировок (*Polystichum lonchitis* (L.) Roth., *Oxyria digyna* (L.) Hill и др.); 10 луговых видов (*Sanguisorba officinalis* L., *Origanum vulgare* L. и др.); 12 — типичные представители лесной флоры (*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm., *Moneses uniflora* (L.) A. Gray и др.); обитание 14 видов приурочено к водно-болотным сообществам (*Equisetum palustre* L., *Ranunculus sceleratus* L., *Epilobium palustre* L., *Eleocharis quinqueflora* (F. X. Hartm.) O. Schwarz и др.); лишь в степных сообществах встречается только 2 голарктических вида — *Koeleria cristata* (L.) Pers. и *Artemisia campestris* L., но они играют существенную роль в их сложении. Наряду с вышеуказанными собственно голарктическими видами в рамках этой работы мы условно отнесли к данному географическому элементу и 16 видов широко распространенных в Голарктике синантропных растений (*Polygonum arenastrum* Boreau, *Stellaria media* (L.) Vill., *Sonchus asper* (L.) Hill и др., в том числе адвентивные — *Erigeron annuus* (L.) Pers., *E. canadensis* L.), так как более конкретное определение того,

элементом каких именно голарктических флор они являются, требует специальных систематико-хорологических исследований. Еще в большей мере это касается видов синантропных местообитаний палеарктического и особенно плюрирегионального географических элементов.

В распространении по высотным поясам голарктические виды в целом проявляют значительную активность: 8 видов обитают в четырех поясах (*Gentiana aquatica* L., *Hieracium umbellatum* L., виды рода *Asplenium* и др.), 42 — в двух-трех поясах, и только 18 видов приурочены к одному из поясов (преимущественно либо к альпийскому, как, например, арктомонтанные виды, либо к поясу широколиственных лесов). Участие голарктических видов в сложении флор отдельных поясов (см. таблицу) невелико (приблизительно одинаковое) и составляет 5—7% в каждом поясе.

2. Палеарктический. Виды этого географического элемента имеют ареалы, охватывающие умеренные и субтропические области Голарктического царства в пределах Старого Света без определенной приуроченности к одному из подцарств. Во флоре Безенги 170 палеарктических видов, 33 из них в своем обитании приурочены к лугам (*Stellaria graminea* L., *Polygonum alpinum* All., *Festuca pratensis* Huds., *Poa angustifolia* L. и др.), 15 лесных видов (*Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara et Grande, *Cardamine impatiens* L., *Rubus caesius* L., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz и др.). Значительно число водно-болотных и прибрежных растений, их 20 видов (*Potamogeton lucens* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Blysmus compressus* (L.) Panz. ex Link, *Calamagrostis pseudophragmites* (Hall. fil.) Koel., *Veronica beccabunga* L. и др.). Видное место занимают ксерофильные представители степных и фриганоидных сообществ, всего 16 видов, среди них эдификаторы степных сообществ: *Stipa capillata* L., *Festuca valesiaca* Gaudin, а также *Medicago falcata* L., *Phlomis tuberosa* L., *Silene viscosa* (L.) Pers., *Agropyron imbricatum* (Bieb.) Roem. et Schult. и др. Условно к палеарктическому элементу можно также отнести и 74 вида синантропных местообитаний (*Atriplex patula* L., *Polygonum convolvulus* L., *Plantago major* L., *Conium maculatum* L., *Medicago lupulina* L. и др.).

Наибольшее число палеарктических видов сосредоточено в поясе широколиственных лесов (145 видов, или около 19% всех видов этого пояса), приблизительно такую же относительную роль они играют во флоре пояса нагорных ксерофитов (115 видов, или 18% всех видов этого пояса), далее с увеличением высоты их число убывает до 76 в субальпийском поясе, что составляет лишь 9% флоры этого пояса; в альпийском поясе только 5 палеарктических видов, это прежде всего *Potentilla gelida* C. A. Mey. (арктомонтанный вид), *Lomatogonium carinthiacum* (Wulf.) Reichenb., из субальпийского пояса сюда также поднимаются *Polygonum alpinum* All. и другие виды.

Высотный диапазон распространения палеарктических видов довольно широк: почти 70% их обитает в двух-трех поясах, а *Viola rupestris* F. W. Schmidt встречается в четырех поясах.

3. Общебореальный. Виды, относимые сюда, распространены во всех или почти во всех областях Бореального подцарства Голарктики (в Западном и Восточном полушариях). В исследуемой флоре 45 таких видов, 8 из них имеют арктомонтанный тип ареала (*Selaginella selaginoides* (L.) Link, *Woodsia alpina* (Bolt.) S. F. Gray, *Astragalus alpinus* L. и др.).

Экологически общебореальные виды относительно стенотопны, более трети — растения широколиственных лесов (*Polystichum braunii* (Spenn.) Fee, *Chrysosplenium alternifolium* L., *Gagea lutea* (L.) Ker-Gawl. (палеобореальный) и др.) и субальпийских лесов (*Pyrola chlorantha* Sw., *P. minor* L., *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb. и др.); 9 луговых видов (*Festuca rubra* L., *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm. и др.); 10 видов гидрофитных ценозов (*Scirpus lacustris* L., Распределение географических элементов флоры бассейна р. Черек Безенгийский по высотным поясам

Географический элемент	Количество видов	% от общего числа видов	Пояс			
			широколиственных лесов	нагорных ксерофитов	субальпийский	альпийский
Голарктический	68	4.67	47 (6.14)	30 (4.66)	49 (5.85)	23 (6.57)
Палеарктический	170	11.67	143 (18.67)	115 (17.86)	76 (9.07)	5 (1.43)
Общебореальный	43	2.95	18 (2.35)	6 (0.93)	33 (3.94)	16 (4.57)
Циркумбореальный	14	0.96	3 (0.39)	1 (0.16)	11 (1.31)	9 (2.57)
Евро-сибирский	179	12.29	146 (19.06)	76 (11.8)	122 (14.56)	13 (3.71)
Евро-кавказский	161	11.05	125 (16.32)	41 (6.37)	77 (9.19)	16 (4.57)
Понтическо-южносибирский	59	4.05	30 (3.92)	54 (8.37)	18 (2.15)	—
Эвксинский	34	2.33	18 (2.35)	4 (0.62)	18 (2.15)	13 (3.71)
Кавказский	492	33.77	135 (17.62)	175 (27.17)	342 (40.81)	214 (61.14)
Общедревнесредиземноморский	80	5.49	43 (5.61)	54 (8.37)	14 (1.67)	3 (0.86)
Средиземноморский	13	0.89	10 (1.31)	6 (0.93)	2 (0.24)	—
Ирано-туранский	99	6.79	8 (1.04)	54 (8.37)	61 (7.28)	34 (9.71)
Плюрирегиональный	45	3.09	40 (5.22)	28 (4.35)	15 (1.79)	4 (1.14)
Итого	1457	100	766 (100)	644 (100)	838 (100)	350 (100)

Примечание. Первая цифра — число видов, в скобках — процент от общего числа видов в данном поясе.

Comarum palustre L. и др.); 4 вида приурочены к петрофитным группировкам (*Woodsia glabella* R. Br., *W. alpina* (Bolt.) S. F. Gray); синантропных видов всего 3 (*Draba nemorosa* L., *Geranium sibiricum* L., *Matricaria matricarioides* (Less.) Porter ex Britt.).

Как в сложении флоры в целом, так и в сложении флор отдельных поясов роль общебореальных видов незначительна и достигает своего максимума — 5% в альпийском поясе, но наибольшее число видов этого элемента (33) сосредоточено в субальпийском поясе, а в поясе широколиственных лесов их 18. Пояса нагорных ксерофитов общебореальные виды явно избегают, их там только 6, это водно-болотные и рудеральные растения. Высотная активность общебореальных видов значительно ослаблена: среди них нет видов, распространенных в четырех поясах, и лишь 5 видов освоили по три пояса (рудеральные и водно-болотные растения).

Некоторые бореальные виды весьма редки и стенотопны, проявляют черты реликтовости (*Comarum palustre*, *Viola selkirkii* Pursh ex Goldie, *Cystopteris montana* (Lam.) Desv., *Cinna latifolia, Hippuris vulgaris* L. и др.). Число видов, играющих существенную роль в сложении сообществ, невелико (*Milium effusum* L., *Festuca ovina* L., *Poa nemoralis* L., *Myosotis alpestris* F. M. Schmidt, *Scirpus lacustris* и др.).

4. Циркумбореальный. К нему мы относим виды, распространенные в большинстве провинций Циркумбореальной области, в том числе и в Канадской провинции. Это один из наименьших по числу видов элемент исследуемой флоры, он включает в себя всего 14 видов, треть их имеет арктомонтанный тип ареала (*Minuartia verna* (L.) Hiern, *Potentilla crantzii* (Crantz) G. Beck ex Fritsch, *Gentiana nivalis* L., *Luzula spicata* (L.) DC., *Poa glauca* Vahl).

В распределении по поясам, типам экотопов, высотной активности циркумбореальные виды аналогичны общебореальным. Их роль также более заметна в сложении флоры альпийского пояса (2. 57%), хотя наибольшее их число сосредоточено в субальпийском поясе (11 видов). Это лесные (*Linnaea borealis* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs), луговые, лугово-болотные (*Juncus alpinoarticulatus* Chaix, *Eriophorum vaginatum* L.) виды, а также представители скально-осыпных экотопов; отметим, что среди них нет синантропных растений.

5. Евро-сибирский. Включенные сюда виды имеют ареалы, приуроченные к Евро-Сибирской области (Hayek, 1926; Good, 1947, 1965; Davis, 1965; Тахтаджян, 1970; Zohary, 1973), или к евразиатской части Циркумбореальной области. Это наиболее многочисленный после кавказского элемент исследуемой флоры, он включает в себя 179 видов (12.29%), 7 из них имеют арктомонтанный тип ареала (*Carex capillaris* L., *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Löve, *Saxifraga hirculus* L., *Phleum alpinum* L. и др.).

Евро-сибирские виды — это прежде всего лесные (*Actaea spicata* L., *Sanicula europaea* L., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Pulmonaria dacica* Simonk, *Stachys sylvatica* L., *Solidago virgaurea* L., *Paris quadrifolia* L., *Melica nutans* L., *Listera ovata* (L.) R. Br. и др., всего 66 видов) и луговые виды (*Pimpinella saxifraga* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Alopecurus pratensis* L., *Rumex alpestris* Jacq., *Draba sibirica* (Pall.) Thell., *Trifolium montanum* L., *Trommsdorffia maculata* (L.) Bernh., *Achillea millefolium* L., *Luzula pallescens* Sw., *Agrostis tenuis* Sibth., *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg. и др., всего 66 видов). Видное место занимают синантропные растения — их 18 видов (*Urtica dioica* L., *Leonurus quinquelobatus* Gilib., *Erigeron acris* L., *Fumaria schleicheri* Soy.-Willem); 14 видов приурочены к переувлажненным местообитаниям (*Scirpus sylvaticus* L., *Carex cespitosa* L., *Sparganium microcarpum* (Neum.) Čelak. и др.), а 10 — к скально-осыпным экотопам (*Saxifraga flagellaris* Willd. ex Sternb. и др.). В лугово-степных и степных сообществах присутствуют очень немногие евро-сибирские виды.

Наибольшую роль виды евро-сибирского географического элемента играют в сложении флоры пояса широколиственных лесов (146 видов, или 19.06% от всех видов пояса), где по числу видов они выходят на 1-е место. В сложении флоры субальпийского пояса их роль тоже велика (122 вида, 14.56%), они занимают 2-е место, уступая по численности лишь кавказским видам. В альпийском поясе всего 13 евро-сибирских видов.

Бóльшая часть видов этого элемента имеет значительную амплитуду высотного распространения, около 70% их обитает в двух-трех поясах.

6. Евро-кавказский. Распространение относимых сюда видов обычно ограничено Кавказской, Эвксинской и европейскими (преимущественно Центрально- и Восточноевропейской) провинциями Евро-Сибирской области, т. е. виды тяготеют к Европейской широколиственнолесной области Е. М. Лавренко (1950), Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко (1980) или Среднеевропейской области А. И. Толмачева (1974), но часто многие из этих видов проникают в Средиземноморскую область (*Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb., *Laser trilobum* (L.) Borkh. и др.) и в прилежащие к Кавказу провинции Ирано-Туранской области (*Acinos arvensis* (Lam.) Dandy, *Brachypodium rupestre* (Host) Roem. et Schult., *Trifolium alpestre* L., *Ranunculus oreophilus* Bieb., *Leontodon hispidus* L. и др.), достигая иногда Копетдага (*Carlina vulgaris* L.). Аналогичный тип ареала приводится К. Б. Городковым (1984) для насекомых.

По приуроченности к высотным поясам и типам экотопов виды этого элемента аналогичны евро-сибирским. Это также преимущественно мезофильные лесные (*Anemone ranunculoides* L., *Viola odorata* L., *Dentaria quinquefolia* Bieb., *Salvia glutinosa* L., *Scilla sibirica* Haw., *Melica picta* C. Koch и др., всего 72 вида) и луговые виды (*Anemone fasciculata* L., *Cerinthe glabra* Mill., *Carex huetiana* Boiss., *Phleum montanum* C. Koch и др.); можно отметить, что в этой группе число луговых видов (44) значительно меньше числа лесных, тогда как в группе евро-сибирских видов их поровну. Другой особенностью евро-кавказских видов является наличие довольно большого числа видов (23), обитание которых приурочено к скалам, осыпям, обнажениям (*Cystopteris regia* (L.) Desv., *Cryptogramma crispa* (L.) R. Br. ex Hook., *Erigeron uniflorus* L., *Saxifraga moschata* Wulf., *Festuca saxatilis* Schur и др.), тогда как переувлажненные местообитания предпочитают только 6 видов (*Glyceria nemoralis* (Uechtr.) Uechtr. et Koern., *Petasites albus* (L.) Gaertn. и др.). Невелико и число видов, приуроченных к ксерофитным склонам среднегорий (*Helianthemum ovatum* (Viv.) Dun., *H. nummularium* (L.) Mill., *Dracocephalum austriacum* L., *Carlina vulgaris*, *Prunus spinosa* L.). Есть среди евро-кавказских и сорные растения (*Geranium pusillum* L., *Diplotaxis muralis* (L.) DC., *Euphorbia stricta* L. и др., всего 11).

Почти половина всех евро-кавказских видов встречается в поясе широколиственных лесов, существенную роль они играют и в сложении флоры субальпийского пояса (77 видов, 9.19%), а в альпийском поясе их даже несколько больше, чем евро-сибирских видов.

Зато амплитуда высотного распространения евро-кавказских видов несколько меньше, чем евро-сибирских. Более 50% евро-кавказских видов в своем распространении по территории Безенгийского ущелья приурочено лишь к одному из поясов. То же самое наблюдается и в распространении эвксинских, общедревнесредиземноморских, средиземноморских и ирано-туранских видов. Можно предположить, что в среднем менее широкий диапазон высотного распространения видов (как очень обобщенный, грубый показатель экологической амплитуды, активности видов) в совокупности с такими особенностями, как преобладание лесных и значительное количество петрофильных видов, заметное участие в сложении флоры альпийского пояса, свидетельствуют о некоторых чертах реликтовости, древности, большей специализированности видов этого элемента в целом по сравнению с общеевро-сибирскими.

Таким образом, евро-кавказские виды по характеру своего распространения на исследуемой территории занимают среди других евро-сибирских видов как бы промежуточное положение между собственно евро-сибирскими видами, с одной стороны, и эвксинскими и кавказскими — с другой.

7. **Понтическо-южносибирский.** Распространение видов этого элемента в основном связано с Понтической провинцией А. Л. Тахтаджяна (1970), которая в общем совпадает с Евразиатской степной областью Лавренко (1950, 1970), или с Понтическо-Южносибирской областью H. Meusel et al. (1965—1978), т. е. понтическо-южносибирские виды — это характерные представители степной зоны Евро-Сибирской области. Часть видов данного элемента имеет ареалы, охватывающие почти весь этот регион (*Astragalus austriacus* Jacq., *Verbascum phoeniceum* L., *Inula aspera* Poir., *Crinitaria villosa* (L.) Grossh. и др.). Многие из них проникают в северные провинции Древнесредиземноморского флористического подцарства (*Linum nervosum* Waldst. et Kit., *Artemisia armeniaca* Lam., *Orobanche arenaria* Borkh. и др.) и в лесные районы Евро-Сибирской области (*Salvia verticillata* L., *Achillea nobilis* L., *Potentilla arenaria* Borkh., *Echinops sphaerocephalus* L. и др.), распространение же некоторых видов этого элемента ограничено степными и лесостепными районами Восточноевропейской провинции (*Galatella dracunculoides* (Lam.) Nees, *Elytrigia stipifolia* (Czern. ex Nevski) Nevski, *Jurinea arachnoidea* Bunge, *Cirsium ciliatum* (Murr.) Moench и др.). Мы выделяем данный географический элемент в самостоятельный, чтобы определить роль степных видов в сложении изучаемой флоры, более четко выявить разный характер участия лесных и степных евро-сибирских видов в формировании флоры Безенги. Именно понтическо-южносибирские виды составляют ядро степной и являются элементами фриганоидной растительности пояса нагорных ксерофитов, в структуре которой они превалируют как по численности, так и по эдификаторной роли, хотя в целом в составе флоры пояса нагорных ксерофитов их доля (8.37%) не так существенна. Почти все виды этого элемента — это либо эдификаторы и доминанты фитоценозов степного типа (*Stipa pennata* L., *S. pulcherrima* C. Koch, *Festuca rupicola* Heuff., *F. pseudodalmatica* Krajina, *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub, *Artemisia austriaca* Jacq.), либо характерные компоненты как степных, так и фриганоидных сообществ (*Goniolimon tataricum* (L.) Boiss., *Euphorbia stepposa* Zoz, *Scabiosa ochroleuca* L., *Verbascum phoeniceum* L., *Silene densiflora* D'Urv., *Scorzonera taurica* Bieb., *Crinitaria linosyris* (L.) Less. и др.). Некоторые из них приурочены к скальным обнажениям (*Peucedanum ruthenicum* Bieb., *Melica transsilvanica* Schur, *Cleistogenes bulgarica* (Bornm.) Keng). Доля синантропных видов невелика (9 видов), это преимущественно пастбищные (*Cirsium ciliatum, C. incanum* (S. G. Gmel.) Fisch., *Lappula heteracantha* (Ledeb.) Borb. и др.), а также сорные (*Cannabis ruderalis* Janisch.) и полусорные растения.

Почти все виды данного элемента обитают в поясе нагорных ксерофитов. Немало понтическо-южносибирских видов и в поясе широколиственных лесов (30 видов), куда они заходят из степей Предкавказья и где занимают открытые сухие склоны южных экспозиций, причем некоторые из этих видов выше, т. е. в поясе нагорных ксерофитов, не обнаружены (*Eryngium planum* L., *Pedicularis kaufmannii* Pinzg., *Thymus marschallianus* Willd., *Centaurea adpressa* Ledeb.).

Целый ряд степных видов по сухим южным склонам левого борта ущелья проникает в субальпийский пояс (*Bromopsis riparia, Salvia verticillata, Spiraea crenata* L., *Gagea pusilla* (F. W. Schmidt) Schult. et Schult. fil. (последний вид особенно обилен у кошар), *Crocus reticulatus* Stev. ex Adams и др.), чему в значительной мере способствует интенсивное пастбищное использование этих мест.

Таким образом, степные виды проявляют довольно высокую активность: 12 из них в своем распространении охватывают по три пояса, 9 — по два; 28 видов не выходят за пределы одного пояса.

8. **Эвксинский.** Объединяет виды, распространение которых приурочено к Эвксинской провинции Евро-Сибирской области. Ареалы встречающихся в бассейне р. Черек Безенгийский видов этого элемента часто ограничены лишь Колхидой и западной частью Большого Кавказа, но многие из них обычны и в эвксинских районах Анатолии.

Выделение эвксинских элементов вызывает значительные затруднения, потому что очень многие кавказские виды в своем распространении так или иначе связаны с Эвксинской провинцией, в то время как эвксинские виды часто весьма широко распространены по территории Кавказской провинции, 11 из них практически являются эндемиками Кавказа (но не Кавказской провинции), например *Cirsium svaneticum* Somm. et Levier, *Alchemilla tredecimloba* Bus, *Sedum spurium* Bieb., *Thalictrum triternatum* Rupr. и др.

Почти половина эвксинских видов — обитатели широколиственных лесов (*Asarum intermedium* (C. A. Mey.) Grossh., *Pachyphragma macrophyllum* (Hoffm.) N. Busch, *Myosotis amoena* (Rupr.) Boiss., *Corydalis caucasica* DC., *Paris incompleta* Bieb. и др.); немало среди них петрофильных (*Rhamnus microcarpa* Boiss., *Jurinea coronopifolia* Somm. et Levier, *Hypericum nummularioides* Trautv. и др., всего 10 видов) и луговых (*Trifolium rytidosemium* Boiss. et Hohen., *Ranunculus raddeanus* Regel, *Briza marcowiczii* Woronow, *Trifolium polyphyllum* C. A. Mey. и др.) видов.

Для высотного распределения эвксинских видов характерно почти одинаковое их участие (по 18 видов) в сложении флор пояса широколиственных лесов (2.35%) и субальпийского пояса (2.15%); в альпийском поясе их роль несколько повышается (13 видов, 3.71% от флоры пояса), тогда как в поясе нагорных ксерофитов обитают лишь 4 эвксинских вида (*Helianthemum buschii* (Palib.) Juz. et Pozd., *Delphinium schmalchausenii* Albov, *Jurinea coronopifolia* Somm. et Levier, *Rhamnus microcarpa* Boiss.).

Высотная активность видов эвксинского элемента довольно низкая, ниже, чем у ирано-туранских и евро-кавказских видов; распространение 19 из них (56%) приурочено к одному поясу, тогда как всего 4 вида встречаются в трех поясах.

Приведенная выше характеристика распространения видов эвксинского элемента по территории бассейна р. Черек Безенгийский свидетельствует об их древности; большинство из них — видимо, верхнеплиоценовые реликты. А. А. Гроссгейм (1936) относил эти виды к «Колхидскому классу Древнего (третичного) лесного типа ареала». Многие виды широколиственных лесов в ледниковое время отступили в предгорья и вторично заселили Безенгийское ущелье (из рефугиумов) уже в голоцене.

9. **Кавказский.** Этот элемент включает в себя виды, характерные для Кавказской провинции. Часто они проникают в прилежащие к Кавказу провинции Ирано-Туранской области, особенно в Гирканскую, а также в северные районы Армено-Иранской и Центрально-Анатолийской провинций (например, *Quercus macranthera* Fisch. et Mey. ex Hohen., *Salix elbursensis* Boiss., *Euphorbia squamosa* Willd., *Pyrus caucasica* Fed., *Serratula quinquefolia* Bieb. ex Willd., *Luzula stenophylla* Steud. и др., всего около 200 видов), причем многие из них, кроме того, встречаются и в южных районах Восточноевропейской провинции (*Lysimachia verticillata* Spreng., *Potentilla pimpinelloides* L., *Hesperis voronovii* N. Busch, *Tilia caucasica* Rupr., *Verbascum laxum* Filar. et Jav. и др.). Очень многие кавказские виды широко распространены в Эвксинской провинции (*Fagus orientalis* Lipsky, *Carpinus caucasica* Grossh., *Rhododendron caucasicum* Pall., *Agasyllis latifolia* (Bieb.) Boiss., *Erysimum aureum* Bieb., *Polygonatum glaberrimum* C. Koch, *Convallaria transcaucasica* Utkin ex Grossh., *Fritillaria collina* Adams и др.), а некоторые из них встречаются и в горах Восточного Средиземноморья (*Fagus orientalis* и др.).

В общем спектре географических элементов флоры Безенги (см. таблицу) первенство принадлежит кавказским видам, они составляют 33.77% всего видового состава, что является показателем весьма высокого уровня эндемизма исследуемой флоры (речь идет о формальном, или условном, эндемизме, так как из 492 кавказских видов собственно эндемиками Кавказа (но не Кавказской провинции) являются лишь 264, т. е. 18% всех видов флоры, сюда же можно прибавить и 11 эвксинских видов, не выходящих за пределы Кавказа).

Наибольшее число кавказских видов содержится в следующих родах (в скобках указано общее число видов данного рода во флоре Безенги): *Campanula* — 14 (18), *Astragalus* — 13 (25), *Alchemilla* — 11 (13), *Veronica* — 9 (22), *Saxifraga* — 9 (15), *Salix* — 9 (12), *Trifolium* — 8 (21), *Ranunculus* — 8 (14), *Cerastium* — 8 (13), *Potentilla* — 7 (21), *Orobanche* — 7 (16), *Pedicularis* — 7 (9), *Silene* — 7 (14), *Festuca* — 6 (18), *Galium* — 6 (16), *Carex* — 6 (37), *Valeriana* — 6 (8), *Cirsium* — 6 (13), *Draba* — 6 (11), *Minuartia* — 6 (10), *Sedum* — 6 (10), *Primula* — 6 (9), *Onobrychis* — 6 (6) и др.

Доля кавказских видов во флоре Безенгийского ущелья значительно превышает таковую во флоре Кавказа в целом (для которой Гроссгейм (1936) указывал 1153 формальных эндемика, т. е. 20% всей кавказской флоры; к кавказскому типу ареала он относил 834 (14.5%) вида, тогда как собственно кавказских эндемиков им насчитывалось 399 (6.9%), из которых 198 — эукавказские эндемичные виды), во флоре Северного Кавказа (где, по данным Р. М. Середина (1987), 868, или 23.15%, эндемичных кавказских видов) и во флоре западной части Центрального Кавказа (для которой А. И. Галушко (1976а) указывал 512, или 22.3%, видов кавказского типа ареала). Таким образом, флора Безенгийского ущелья включает в себя около 43% всех кавказских условных эндемиков.

По сравнению с аналогичными естественными флорами Северного Кавказа флора Безенги также выделяется повышенным содержанием эндемиков, что подтверждает выводы Гроссгейма (1936) о значительном видовом эндемизме в высокогорьях центральной части Главного Кавказского хр.

Виды кавказского географического элемента, встречающиеся в бассейне р. Черек Безенгийский, имеют различный характер распространения по территории Кавказа: 228 из них не только широко распространены по всему Кавказу, но и выходят за его пределы. Из эндемичных для Кавказа видов 55 распространены как на Большом, так и на Малом Кавказе (хотя многие из них в основном приурочены к Главному Кавказскому хр.), например *Ranunculus georgicus* Kem.-Nath., *Galega orientalis* Lam., *Astrantia biebersteinii* Trautv., *Chaerophyllum humile* Stev., *Agasyllis latifolia, Scrophularia divaricata* Ledeb., *Marrubium leonuroides* Desr., *Nepeta supina* Stev., *Thymus pastoralis* Iljin ex Klok., *Poa seredinii* Galkin и др.; среди них эндемиками Кавказской провинции являются *Potentilla agrimonioides* Bieb., *Geranium ruprechtii* (Woronow) Grossh., *Salix kuznetzowii* Laksch. ex Goerz, *Lilium monadelphum* Bieb. и др. Отметим также, что некоторые виды этой группы имеют преимущественно закавказское распространение, это, например, *Nepeta somkhetica* Kapell., *Lamium gundelsheimeri* C. Koch. 16 видов имеют более узкое распространение: 7 из них тяготеют к Западному Кавказу (*Primula meyeri* Rupr., *Geranium gymnocaulon* DC., *Festuca buschiana* (St.-Yves) Tzvel., *Salix apoda* Trautv. и др.), а 9 — к Восточному (*Reseda globulosa* Fisch. et Mey., *Calamagrostis caucasica* Trin., *Crambe gibberosa* Rupr., *Erysimum substrigosum* (Rupr.) N. Busch, *Cotoneaster meyeri* Pojark., *Pseudovesicaria digitata* (C. A. Mey.) Rupr., *Thymus collinus* Bieb. и др.). Оставшиеся 193 вида (39.2% всех кавказских видов флоры Безенги) в своем распространении приурочены к Большому Кавказу, это так называемые эукавказские виды, истинные эндемики, аборигены Главного Кавказского хр.; 88 из них более или менее равномерно распространены по всему Большому Кавказу (*Delphinium caucasicum* C. A. Mey., *Cerastium multiflorum* C. A. Mey., *Thlaspi pumilum* (Stev.) Ledeb., *Astragalus levieri* Freyn ex Somm. et Levier, *Oxytropis owerinii* Bunge, *Euphrasia ossica* Juz., *Ziziphora puschkinii* Adams, *Campanula biebersteiniana* Schult., *C. ciliata* Stev., *C. petrophila* Rupr., *Taraxacum tenuisectum* Somm. et Levier, *Tephroseris karjaginii* (Sof.) Holub и др.) или тяготеют к его северной части (*Dentaria bipinnata* C. A. Mey., *Draba longisiliqua* Schmalh., *Salvia kuznetzovii* Sosn., *Scutellaria polyodon* Juz., *Cruciata valentinae* (Galushko) Galushko, *Scrophularia ruprechtii* Boiss., *Calamagrostis balkharica* P. Smirn., *Hymenolobus puberulus* (Rupr.) N. Busch, *Minuartia biebersteinii* (Rupr.) Schischk., *Symphyandra pendula* (Bieb.) A. DC., *Koeleria luerssenii* (Domin) Domin и др.); 34 эукавказских вида приурочены к восточной части Большого Кавказа (*Hypericum asperuloides* Czern. ex Turcz., *Potentilla alexeenkoi* Lipsky, *Astragalus captiosus* Boriss., *A. haesitabundus* Lipsky, *Erodium fumarioides* Stev., *Cephalaria dagestanica* Bobr., *Thymus daghestanicus* Klok. et Shost., *Symphyoloma graveolens* C. A. Mey., *Pedicularis caucasica* Bieb., *Erigeron schalbusi* Vierh., *Stipa daghestanica* Grossh. и др.), а 22 вида — к его западной части (*Silene lychnidea* C. A. Mey., *Draba scabra* C. A. Mey., *Saxifraga caucasica* Somm. et Levier, *Helianthemum ciscaucasicum* Juz. et Pozd., *Potentilla brachypetala* Fisch. et Mey. ex Lehm., *Anthriscus ruprechtii* Boiss., *Onosma caucasica* Levin ex M. Pop., *Galium oshtenicum* Ehrend. et Schanzer, *Campanula saxifraga* Bieb., *Festuca sommieri* Litard. и др.); 49 эндемиков Большого Кавказа в своем распространении приурочены к Центральному Кавказу, причем лишь 13 видов распространены на обоих склонах Большого Кавказа (*Minuartia brotherana* (Trautv.) Woronow, *Cerastium undulatifolium* Somm. et Levier, *Silene akinfievii* Schmalh., *Primula bayernii* Rupr. и др.), а бóльшая их часть (36 видов) встречается только на его северных склонах (*Ranunculus balkharicus* N. Busch, *Delphinium megalanthum* Nevski, *Papaver lisae* N. Busch, *Cerastium meyeranum* Rupr., *Petrocoma hoefftiana* (Fisch.) Rupr., *Euphorbia buschiana* Grossh., *Daphne baksanica* Pobed., *Saxifraga columnaris* Schmalh., *S. dinnikii* Schmalh., *Rosa brotherorum* Chrshan., *Pedicularis balkharica* E. Busch, *Elytrigia dshinalica* Sablina и др.), 4 из них являются эндемиками бассейна р. Черек Безенгийский (*Ranunculus suukensis* N. Busch, *Astragalus balcaricus* Sytin, *Campanula besenginica* Fomin, Festuca *krivotulenkoae* E. Alexeev).

Переходный характер флоры и растительности Центрального Кавказа (между флорами Западного и Восточного Кавказа) отчетливо выявляется при анализе распространения кавказских видов исследуемой флоры. Так, во флоре Безенги 29 западнокавказских видов и 43 восточнокавказских вида. При этом западнокавказские виды в основном приурочены к альпийскому и субальпийскому поясам, роль их в сложении растительности данных поясов невелика, в основном они являются редкими видами, тогда как восточнокавказские виды играют существенную роль в сложении растительности трех верхних поясов (среди них есть доминанты и эдификаторы растительных сообществ): в альпийском — *Minuartia inamoena* (C. A. Mey.) Woronow, *Astragalus supinus* Bunge, *Symphyoloma graveolens* и др., и особенно в поясе нагорных ксерофитов — *Salvia canescens, Thymus daghestanicus, Cephalaria daghestanica* и др. Это не только свидетельствует о переходном характере флоры и растительности Центрального Кавказа, но и указывает на бóльшую их общность с флорой и растительностью Восточного, нежели Западного Кавказа. В целом характер растительного покрова Центрального Кавказа имеет общие черты с растительностью как Восточного, так и Западного Кавказа, однако более близок к первой. Так же как и на Восточном Кавказе, здесь заметное развитие получила фриганоидная растительность, занимающая южные склоны в районе Северной депрессии. В отличие от Западного Кавказа здесь и на Восточном Кавказе нет темнохвойных лесов, зато широко развиты березняки. Общая облесенность территории и площади широколиственных лесов на Северном Кавказе уменьшаются с запада на восток.

Довольно большое число специфичных центральнокавказских видов свидетельствует о высоком уровне оригинальности флоры Центрального Кавказа, что наряду с другими вышеизложенными характерными особенностями указывает на возможность выделения Центрального Кавказа в самостоятельную единицу ботанико-географического районирования.

Определение хориономического ранга Центрального Кавказа выходит за рамки данной работы, но наиболее вероятным нам представляется, что его следует рассматривать в качестве округа, но в меньшем объеме, чем Терский округ Гроссгейма (1936).

Необходимо также отметить, что по территории бассейна р. Черек Безенгийский (и ее окрестностям) проходят границы ареалов целого ряда видов. Так, например, восточную границу распространения здесь имеют *Festuca sommieri, Galium oshtenicum, Anthriscus velutina* Somm. et Levier, *Daphne baksanica, Jurinea coronopifolia, J. alata* (Desf.) Cass. (?), *Euonymus nana* Bieb. (в кавказском участке ареала), а западную — *Symphyoloma graveolens, Papaver lisae, Silene akinfievii, Hypericum asperuloides, Potentilla alexeenkoi, Gypsophila glauca* Stev. ex Ser., *Quercus macranthera, Centaurea edmondi* Sosn. (?), *Cleome daghestanica* (Rupr.) Tzvel. (?), *Thymus collinus* (доходит до водораздела между Чегемом и Баксаном, но в Чегемском ущелье весьма редок, тогда как в Безенгийском очень обилен). Число таких видов, вероятно, увеличится при детальном обследовании прилежащих территорий, что в свою очередь даст возможность выявить и виды, границы ареалов которых проходят в непосредственной близости от территории исследуемого бассейна. Так, например, *Potentilla divina* Albov встречается близ водораздела Чегема с Череком Безенгийским и западнее, а *P. ghalghana* Juz. — в ущелье Черека Балкарского и восточнее.

Здесь же отметим, что при работе с материалами по распространению видов флоры Безенги нам приходилось просматривать данные об ареалах большого числа других северокавказских видов. При этом обращал на себя внимание тот факт, что многие из них (особенно западнокавказские, распространенные до горы Казбек), более или менее обычно встречающиеся в Баксанском и отчасти в Чегемском ущельях, становятся редкими или вообще отсутствуют в районе бассейна р. Черек Безенгийский, а восточнее, в Северной Осетии, опять обычны, т. е. повторяют картину распространения субальпийских сосняков, которых в бассейне р. Черек практически нет, тогда как в Приэльбрусье и Северной Осетии они занимают большие площади. Примером этого может служить распространение *Hypericum linarioides* Bosse, *Primula auriculata* Lam., *Rhynchocorys elephas* (L.) Griseb. (Речь в данном случае идет о видах субальпийского и лесного поясов, растительность которых сплошной широкой полосой тянется через весь Северный Кавказ). Причины такого распространения, видимо, во многом детерминированы спецификой физико-географических условий данной части Центрального Кавказа, где влияние самого обширного на Кавказе современного оледенения усиливается сближением и наивысшим поднятием всех хребтов (Меловой и Скалистый хребты сравнительно близко подходят к Боковому и Главному, Центральная депрессия выражена очень слабо). Все это создает более суровые климатические условия и затрудняет восстановление сплошных ареалов, разорванных, вероятно, в плейстоцене, так как отступать с территории бассейна р. Черек горной флоре было некуда, тогда как восточнее сохранению флоры и более быстрому последующему ее расселению способствовало наличие Сунженского и Терского хребтов. Холодное «дыхание» Безенгийской стены накладывает свою печать на характер распространения многих северокавказских видов.

Все вышеизложенное позволяет предположить, что в районе бассейна р. Черек Безенгийский (или в непосредственной близости от него) проходит некоторый фитогеографический рубеж. Е. В. Шифферс (1953), а вслед за ней А. Л. Харадзе (1966) и А. И. Галушко (1976б) принимают за такую границу водораздел рек Чегем и Баксан, причем у Шифферс и Галушко это — граница между подпровинциями, а у Харадзе — между округами. Н. А. Буш (1940, см.: Шифферс, 1953) и Б. Ф. Остапенко (1968) подобную границу проводят по р. Черек Безенгийский.

Для уточнения места прохождения границы и рангов разделяемых ею фитохорионов необходимы дальнейшие детальные флористические исследования в этом районе Центрального Кавказа. Не исключено, что вышеуказанной границей окажется водораздел Чегема с Череком Безенгийским.

Кавказские виды по своему происхождению не являются единым целым. Как показал Гроссгейм (1936), характер кавказского эндемизма так же пестр и разнообразен, как пестра и разнообразна территория Кавказского перешейка. Из предварительного анализа родственных связей кавказских видов флоры Безенги следует, что около 40% их являются производными древнесредиземноморских флор, причем лишь несколько видов имеют близкое родство с видами древнего восточносредиземноморского центра (*Symphyandra pendula, Erigeron schalbusi* и др.); подавляющее же большинство видов древнесредиземноморского родства имеют хорошо выраженные ирано-туранские связи (*Minuartia imbricata* (Bieb.) Woronow, *M. brotherana, Silene akinfievii, Petrocoma hoefftiana, Gypsophila tenuifolia* Bieb., *Pseudovesicaria digitata, Draba supranivalis* Rupr., *D. longisiliqua, Sedum oppositifolium* Sims., *Saxifraga columnaris, S. juniperifolia* Adams, *Geranium platypetalum* Fisch. et Mey., *Symphyoloma graveolens, Ziziphora puschkinii, Veronica caucasica* Bieb., *V. minuta* C. A. Mey. и др.). Остальные кавказские виды связаны близким родством с видами бореальных флор (*Woodsia fragilis* (Trev.) Moore, *Primula bayernii, Stellaria anagalloides* C. A. Mey. ex Rupr., *Dryas caucasica* Juz., *Empetrum caucasicum* Juz., *Polemonium caucasicum* N. Busch, *Comastoma dechyanum* (Somm. et Levier) Holub, *Galium valantoides* Bieb., *Taraxacum confusum* Schischk., *Betula litwinowii* Doluch., *B. raddeana* Trautv. и др.), особенно лесной европейской (*Aconitum cymbulatum* (Schmalh.) Lipsky, *Thlaspi pumila, Tilia caucasica* Rupr. и др.), тогда как с видами флоры Понтической провинции имеют близкое родство лишь несколько видов (*Koeleria luerssenii, Gagea chanae* Grossh., *Linaria baxanensis* Galushko). Почти треть кавказских эндемиков флоры Безенги имеют тесные родственные связи с эвксинской (колхидской) флорой (*Minuartia circassica* (Albov) Woronow, *Cerastium undulatifolium, Silene lacera* (Stev.) Sims, *S. multifida* (Adams) Rohrb., *Potentilla brachypetala, Pedicularis subrostrata* C. A. Mey., *Alopecurus ponticus* C. Koch и др.).

Экологический анализ кавказских видов флоры Безенги показал, что подавляющее большинство их — мезофильные луговые виды (*Trollius ranunculinus* (Smith) Stearn, *Ranunculus caucasicus* Bieb., *Polygonum carneum* C. Koch, *Scabiosa caucasica* Bieb., *Rhynchocorys orientalis* (L.) Benth., *Campanula collina* Bieb., *Helictotrichon adzharicum* (Albov) Grossh. и др., всего 194 вида) и обитатели скально-осыпных экотопов (*Delphinium caucasicum* C. A. Mey., *Corydalis alpestris* C. A. Mey., *Dentaria bipinnata, Pseudovesicaria digitata, Draba bryoides* DC., *Eunomia rotundifolia* C. A. Mey., *Saxifraga columnaris, Chaerophyllum humile, Symphyoloma graveolens, Cruciata valentinae, Scrophularia olympica* Boiss., *Nepeta supina, Ziziphora puschkinii* и др., всего 185 видов). Приурочены к лесным формациям лишь 59 видов, но почти все эдификаторы этих формаций — кавказские виды (*Fagus orientalis, Carpinus caucasica, Quercus macranthera, Pinus sosnowskyi* Nakai, *Betula litwinowii, B. raddeana* и др.). Велика роль кавказских видов и в сложении сообществ степного и фриганоидного типов, где они также являются как эдификаторами (*Salvia canescens, Thymus daghestanicus, Stipa dagestanica* и др.), так и обильными видами (*Scutellaria polyodon, Astragalus haesitabundus, A. captiosus, Medicago glutinosa* Bieb., *Onobrychis vassilczenkoi* Grossh., *O. petraea* (Bieb. ex Willd.) Fisch., *Scabiosa bipinnata* C. Koch, *Vincetoxicum funebre* Boiss. et Kotschy и др., всего 41 вид). Есть среди кавказских видов и синантропные растения, но их всего 8 (*Symphytum asperum* Lepech., *Taraxacum praticola* Schischk., *Nonea versicolor* (Stev.) Sweet, *Geranium depilatum* (Somm. et Levier) Grossh. и др.). В сложении гидрофильных ценозов роль кавказских видов весьма незначительна (*Caltha polypetala* Hochst., *Cirsium uliginosum* (Bieb.) Fisch. и др.).

Анализ распределения кавказских видов по поясам показывает, что лишь в поясе широколиственных лесов они по численности, но не по эдификаторной роли незначительно уступают евро-сибирским и палеарктическим видам, в остальных же поясах им неизменно принадлежит ведущая роль. При этом наибольшее количество кавказских видов (342) сосредоточено в субальпийском поясе, но это составляет только 41% всех видов данного пояса, тогда как флора альпийского пояса на 61% состоит из кавказских видов (214), т. е. относительная роль кавказских видов наивысшая в сложении флоры именно альпийского пояса. Здесь же необходимо отметить, что некоторые группы кавказских видов имеют свои характерные, специфичные черты в распределении по поясам, что, вероятно, свидетельствует о флорогенетической неоднородности видов кавказского географического элемента. Так, западнокавказские виды предпочитают альпийский и в меньшей степени субальпийский пояса и избегают нижележащих поясов, особенно пояса широколиственных лесов; восточнокавказские виды обнаруживают явную приуроченность к поясу нагорных ксерофитов, где встречается более половины всех видов этой группы. Остальная часть восточнокавказских видов более или менее равномерно распределена между альпийским и субальпийским поясами, а в поясе широколиственных лесов видов этой группы практически нет. Остальные эукавказские виды в распределении по поясам в той или иной мере повторяют общие закономерности, о которых говорилось выше (возрастание роли кавказских видов в сложении флор верхних поясов).

Высотный диапазон распространения кавказских видов довольно значителен, около 58% их обитает в двух-трех поясах, хотя доля более стенотопных, приуроченных к одному поясу, видов также велика — около 41%; 6 видов встречаются в четырех поясах (*Heracleum asperum* (Hoffm.) Bieb., *Leontodon caucasicus* (Bieb.) Fisch., *Thymus collinus, Veronica gentianoides* Vahl, *Festuca caucasica* (Boiss.) Hack. ex Trautv., *Androsace barbulata* Ovcz.).

10. **Общедревнесредиземноморский.** Объединяет виды, ареалы которых представлены по крайней мере в Средиземноморской и Ирано-Туранской областях Древнего Средиземья без явного предпочтения видами одной из них. Значительная часть общедревнесредиземноморских видов (23, или 29%) участвует в сложении растительности степного и фриганоидного типов (*Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Linum tenuifolium* L., *Zosima orientalis* Hoffm., *Convolvulus lineatus* L., *Ajuga chia* Schreb., *Teucrium polium* L., *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski и др.). Заметно присутствие видов общедревнесредиземноморского элемента в широколиственных лесах (*Polystichum aculeatum* (L.) Roth, *Mespilus germanica* L., *Prunus divaricata* Ledeb., *Cornus mas* L., *Swida australis* (C. A. Mey.) Pojark. ex Grossh. и др., всего 11 видов) и на скально-осыпных экотопах (*Ceterach officinarum* DC., *Parietaria judaica* L., *Saxifraga cymbalaria* L. (пещеры), *Alopecurus vaginatus* (Willd.) Pall. ex Kunth и др., всего 10 видов); есть среди них и луговые виды (*Rumex tuberosus* L., *Poterium polygamum* Waldst. et Kit., *Doronicum oblongifolium* DC., *Orchis coriophora* L. и др., всего 8). Более трети общедревнесредиземноморских видов (27) — представители синантропной флоры (*Glaucium corniculatum* (L.) J. Rudolph, *Chenopodium botrys* L., *Kochia scoparia* (L.) Schrad., *Anagallis foemina* Mill., *Strigosella africana* (L.) Botsch., *Euphorbia falcata* L., *Thymelaea passerina* (L.) Coss. et Germ. и др.).

Большая часть общедревнесредиземноморских видов флоры Безенги обитает в поясе нагорных ксерофитов (54 вида), несколько меньше их (43) в поясе широколиственных лесов (не столько за счет лесных видов, сколько благодаря большому числу сорных растений), в субальпийском поясе — 14 видов, и лишь 3 вида достигают альпийских высот (*Doronicum oblongifolium* DC., *Rumex scutatus* L., *Rhynchocorys elephas*).

Диапазон высотного распространения видов общедревнесредиземноморского географического элемента весьма невелик: 53 вида в своем обитании приурочены лишь к одному из поясов, что свидетельствует о значительной стенотопности, и только 7 видов встречаются в трех поясах (*Juniperus hemisphaerica* J. et C. Presl, *Muscari neglectum* Guss. и др.).

11. Средиземноморский. К этому элементу нами отнесены виды флористического ядра Средиземноморской области и встречающиеся в определяющих ее растительных формациях.

Роль видов этого географического элемента в сложении флоры Безенги самая незначительная, их всего 13 видов, в основном это обитатели широколиственных лесов (*Ostrya carpinifolia* Scop., *Potentilla micrantha* Ramond ex DC., *Tamus communis* L., *Viola dehnhardii* Tineo и др.); в сообществах степного и фриганоидного типов обитают *Fumana procumbens* (Dun.) Gren. et Godr., *Ornithogalum kochii* Parl., преимущественно на скалах и скалистых склонах — *Amelanchier ovalis* Medik., на нарушенных местах — *Sedum hispanicum* L. и *Asperula arvensis* L.

Бóльшая часть средиземноморских видов — обитатели пояса широколиственных лесов (10 видов) и пояса нагорных ксерофитов (6), только 2 вида поднимаются в субальпийский пояс.

12. Ирано-туранский. Объединяет виды, характерные для данной области. Распространение большинства видов этого элемента, встречающихся на территории исследуемой флоры, не является широким, охватывающим все провинции Ирано-Туранской области, а обычно ограничено Армено-Иранской, Центрально-Анатолийской и Гирканской провинциями.

Наибольшее число ирано-туранских видов — обитатели скально-осыпных экотопов (*Scrophularia orientalis* L., *Sedum pilosum* Bieb., *Draba siliquosa* Bieb., *Jurinella moschus* (Habl.) Bobr, *J. subacaulis* (Fisch. et Mey.) Iljin, *Ephedra procera* Fisch. et Mey., *Caragana grandiflora* (Bieb.) DC., *Lamium tomentosum* Willd. и др., всего 42 вида), где они численно уступают лишь кавказским видам; много среди них луговых видов (*Ornithogalum balansae* Boiss., *Allium kunthianum* Vved., *Cirsium rhizocephalum* C. A. Mey., *Ranunculus brachylobus* Boiss. et Hohen. и др., всего 25), в том числе такие доминанты, как *Bromopsis variegata* (Bieb.) Holub, *Agrostis planifolia* C. Koch, *Festuca brunnescens* (Tzvel.) Galushko, *Hordeum violaceum* Boiss. et Huet, *Betonica macranthera* C. Koch. Наиболее заметна роль видов ирано-туранского элемента в сложении растительности степного и фриганоидного типов; здесь встречаются *Silene chlorifolia* Smith, *Sterigmostenum incanum* Bieb., *Astragalus humilis* Bieb., *Linum orientale* Boiss., *Cirsium echinus* (Bieb.) Hand.-Mazz., *Merendera trigyna* (Adams) Woronow, *Allium albidum* Fisch. ex Bess., *A. fuscoviolaceum* Fomin, *Asparagus verticillatus* L., *Stipa caucasica* Schmalh. и др., всего 24 вида, в том числе и такие доминанты, как *Achnatherum caragana* (Trin.) Nevski, *Bothriochloa caucasica* (Trin.) C. E. Hubb., *Artemisia splendens* Willd., *Rhamnus pallasii* Fisch. et Mey. Лесных видов среди них практически нет, а представителями синантропной флоры являются лишь *Centaurea iberica* Trev. ex Spreng. и *Lappula barbata* (Bieb.) Guerke.

Интересно отметить, что для высотного распространения ирано-туранских видов по территории бассейна р. Черек Безенгийский характерна почти полная аналогия с высотным распределением кавказских видов, отличием является лишь очень незначительное участие в сложении флоры пояса широколиственных лесов. Наибольшее число ирано-туранских видов, так же как и кавказских, встречается в субальпийском поясе (61 вид), и наибольшую роль они также играют в структуре флоры альпийского пояса, где их 34 вида, или почти 10% всех видов пояса, т. е. по численности они здесь уступают лишь видам кавказского географического элемента. Почти столь же велика их роль и в сложении флоры пояса нагорных ксерофитов, где их 54 вида, т. е. столько же, сколько общедревнесредиземноморских и понтическо-южносибирских, но меньше, чем кавказских и палеарктических видов.

Такое сходство в распределении видов по поясам свидетельствует, видимо, о генетической близости кавказских и ирано-туранских видов.

Диапазон высотного распространения ирано-туранских видов довольно велик, несколько выше, чем у видов общедревнесредиземноморского элемента, но меньше, чем у кавказских и евро-сибирских видов; так, 7 видов встречаются в трех поясах, 41 — в двух, 50 — в одном, а *Plantago saxatilis* Bieb. — в четырех поясах.

13. Плюрирегиональный (полихорный). Мы относим сюда виды, более или менее широко распространенные по крайней мере в двух царствах флоры. Заметную роль играют здесь водные и водно-болотные растения (*Potamogeton pectinatus* L., *Callitriche palustris* L. и др.), в том числе и эдификаторы (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Thypha angustifolia* L.) В сложении коренных сообществ участвует лишь незначительная часть видов этого элемента, преимущественно споровые растения (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Botrychium lunaria* (L.) Sw.), они же являются и наиболее активными в высотном распространении; так, *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. и *Polypodium vulgare* L. присутствуют в четырех поясах. Наряду с вышеуказанными собственно плюрирегиональными видами в рамках данной, работы мы условно отнесли сюда и целый ряд широко распространенных синантропных растений (*Convolvulus arvensis* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Amaranthus retroflexus* L., *Abutilon theophrasti* Medik. и др.), в том числе 8 адвентивных видов (*Nicandra physaloides* (L.) Gaertn., *Galinsoga parviflora* Cav., *Xanthium spinosum* L. и др.).

Более трети плюрирегиональных видов весьма стенотопны, и их обитание приурочено лишь к одному поясу. Подавляющее большинство видов данного элемента сосредоточено в двух нижних поясах, что естественно, так как именно эти пояса подвержены наибольшему антропогенному воздействию; 15 из этих видов проникают в субальпийский пояс (*Poa annua* L., *Juncus bufonius* L. и др.), и лишь 4 вида достигают альпийских высот (*Cystopteris fragilis, Polypodium vulgare, Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart., *Botrychium lunaria*).

Закончив краткий обзор географических элементов флоры Безенги, рассмотрев роль видов различных географических элементов в сложении флор отдельных поясов и их приуроченность к тем или иным эко- и биотопам, можно сделать следующие выводы.

Лесная растительность бассейна р. Черек Безенгийский слагается преимущественно бореальными элементами — евро-кавказскими (25.8%), евро-сибирскими (23.7%) и кавказскими (21%), причем если по численности видов превосходят первые 2, то почти все эдификаторы являются видами кавказского элемента. Роль общебореальных (6.1%), палеарктических (5.4%) и эвксинских (5.4%) видов в сложении флоры лесов Безенгийского ущелья значительно меньше, а на долю остальных 7 географических элементов приходится лишь 12.5% всех лесных видов исследуемой флоры.

В сложении луговой растительности картина несколько иная: здесь господствуют кавказские виды (48%), значительную роль играют евро-сибирские (16.3%), евро-кавказские (11%) и палеарктические (8.1%) виды, видное место занимают ирано-туранские виды (6.2%), участие видов 8 остальных элементов невелико — 10.4%.

Растительность степного и фриганоидного типов сложена в основном понтическо-южносибирскими (28.5%) и кавказскими (24.8%) видами, существенна роль ирано-туранских (14.5%), общедревнесредиземноморских (13.9%) и палеарктических (9.7%) видов, участие же евро-сибирских (3%), евро-кавказских (3%), средиземноморских (1.2%) и голарктических (1.2%) видов невелико, а эвксинские, бореальные, циркумбореальные и плюрирегиональные виды практически не встречаются в сообществах этих типов растительности.

На скально-осыпных экотопах значительно преобладают кавказские виды (57.3%), существенную роль играют ирано-туранские (13%) и евро-кавказские (7.1%) виды, заметно влияние голарктического (4.6%), палеарктического (3.7%), евро-сибирского (3.1%), эвксинского (3.1%) и общедревнесредиземноморского (3.1%) элементов.

К переувлажненным местам, гидрофитным ценозам, тяготеют преимущественно палеарктические (22%), плюрирегиональные (15.4%), евро-сибирские (15.4%), голарктические (14.3%) и общебореальные (11%) виды, роль остальных невелика, причем виды средиземноморского и понтическо-южносибирского элементов не входят в состав этой растительности.

Синантропную флору Безенги составляют преимущественно виды палеарктического (38.1%), общедревнесредиземноморского (13.9%) и плюрирегионального (12.4%) элементов, много сорных растений и среди евро-сибирских (9.3%), голарктических (8.2%) и евро-кавказских (5.7%) видов, нет их лишь среди эвксинских и циркумбореальных видов.

Анализ участия видов различных географических элементов в сложении растительности Безенгийского ущелья показал, что в структуре основных типов коренной растительности преобладают бореальные виды, а среди них в большинстве случаев — кавказские. Лишь в сложении фриганоидных сообществ заметную роль играют древнесредиземноморские виды — ирано-туранские (14.5%), общедревнесредиземноморские (13.9%). Но и здесь первенство принадлежит видам бореального элемента — понтическо-южносибирским (28.5%), кавказским (24.8%). Синантропную растительность образуют в основном палеарктические (38.1%), общедревнесредиземноморские (13.9%) и плюрирегиональные (12.4%) виды.

В сложении флор отдельных поясов роль видов различных географических элементов выглядит следующим образом (см. таблицу). Флора пояса широколиственных лесов слагается в основном видами евро-сибирского, палеарктического, кавказского и евро-кавказского элементов. В поясе нагорных ксерофитов численное превосходство переходит к кавказским видам, но роль палеарктических, евро-сибирских, понтическо-южносибирских, ирано-туранских и общедревнесредиземноморских видов в этом поясе довольно велика. Еще более «кавказской» является флора субальпийского пояса, где доля кавказских видов возрастает до 40.8%, тогда как участие евро-сибирских, евро-кавказских и других видов значительно меньше. В альпийском поясе безраздельно господствуют кавказские виды (61.14%), 2-е место принадлежит здесь ирано-туранским (9.71%) видам.

Таким образом, виды кавказского географического элемента господствуют как во флоре Безенги в целом, так и во флорах практически всех поясов, что наряду с большим числом центральнокавказских эндемиков, наличием 4 эндемичных для Безенгийского ущелья видов и других специфичных черт, о которых говорилось выше, свидетельствует о высоком уровне оригинальности, самобытности исследуемой флоры.

Географический анализ флоры Безенги позволяет более обоснованно подойти к решению вопроса о месте Кавказа в системе ботанико-географического районирования Палеарктики. Географический анализ, как и систематическая структура флоры Безенги, прежде всего отражает тот факт, что Кавказ находится на границе Бореального и Древнесредиземноморского подцарств Голарктики, в зоне контакта Евро-Сибирской и Ирано-Туранской областей.

Бореальный характер исследуемой флоры не вызывает сомнений. Древнесредиземноморские виды составляют лишь 13.17% видов флоры Безенги, тогда как евро-сибирские (без понтических, эвксинских и кавказских) — 23.34%, а вместе с общебореальными и циркумбореальными — 27.25%, т. е. бореальных видов даже без кавказских, эвксинских и понтических в 2 раза больше, чем древнесредиземноморских; в целом же бореальные виды составляют 67.4% всех видов исследуемой флоры. Аналогичная картина получается и при сравнительном анализе флор высотных поясов: бореальные виды численно значительно преобладают во всех поясах, тогда как роль древнесредиземноморских видов ощутима лишь в поясе нагорных ксерофитов (17.7%), и именно в этом поясе некоторые виды древнесредиземноморского элемента играют заметную роль в сложении растительности (*Bothriochloa ischaemum, Teucrium polium, Zosima orientalis, Kochia prostrata* и др.), но и здесь первенство принадлежит бореальным видам (55.4%).

Соотношение во флоре Безенги видов древнесредиземноморского элемента показывает, что в сложении флоры Центрального Кавказа бóльшую роль играют ирано-туранские, а не средиземноморские и общедревнесредиземноморские виды. Это становится еще более очевидным, если учесть, что среди ирано-туранских видов почти нет сорных (а из 80 общедревнесредиземноморских видов флоры Безенги сорными являются 27) и многие из них играют существенную роль в сложении коренных сообществ. Кроме того, общедревнесредиземноморские и средиземноморские виды приурочены в основном к нижним поясам и практически отсутствуют в субальпийском и альпийском. Флора субальпийского и альпийского поясов является наиболее самобытной, специфичной для Кавказской провинции, и именно в сложении флоры и растительности этих поясов заметную роль играют ирано-туранские виды, хотя и уступают не только кавказским, но и остальным бореальным, вместе взятым. Кроме того, около трети кавказских эндемиков — дериваты ирано-туранской флоры. Все это согласуется с выводами Гроссгейма (1936) о том, что имеются глубокие и древние органические связи кавказской флоры с ирано-туранской и поверхностные, недавно возникшие отношения со средиземноморской флорой.

Таким образом, географический анализ флоры бассейна р. Черек Безенгийский свидетельствует о том, что центральнокавказская флора, обладающая высокой самобытностью и несущая в себе элементы древнесредиземноморской, преимущественно ирано-туранской флоры, является бореальной флорой.

Соотношение видов кавказского географического элемента, имеющих различное распространение, их роль в сложении растительности и высотное распределение, наличие большого числа центральнокавказских видов, общий характер растительности, состав ее эдификаторов и поясность, а также проведенное нами сравнение сходства флоры Безенги с другими северокавказскими флорами свидетельствуют о фитогеографической специфичности Центрального Кавказа и дают возможность рассматривать его в качестве самостоятельного фитохориона, скорее всего, в ранге округа, по характеру флоры и растительности более тяготеющего к Восточному, нежели к Западному Кавказу. Соотношение западно- и восточнокавказских видов, их роль в сложении растительности и высотное распределение, а также общий характер растительности Безенгийского ущелья показывают, что исследуемая флора находится на границе флор западной и восточной частей Центрального Кавказа.

Автор выражает искреннюю благодарность Ю. Л. Меницкому за ценные советы, предложения, замечания, за постоянную всестороннюю помощь как в процессе сбора и обработки материалов, так и при написании данной статьи, которая практически является результатом нашей совместной работы.

Кроме того, я очень признателен всем систематикам, оказавшим большую помощь в определении моих гербарных сборов.

Считаю своим приятным долгом поблагодарить Фонд Дж. Сороса и Академию естественных наук России за финансовую поддержку моих исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галушко А. И. Анализ флоры западной части Центрального Кавказа // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь, 1976а. С. 5—130. — *Галушко А. И.* Флорогенетические районы Центрального Кавказа // Флора Северного Кавказа. Ставрополь, 1976б.

С. 7—32. — *Городков К. Б.* Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР // Ареалы насекомых европейской части СССР. Атлас. Карты 179—221. Л.: Наука, 1984. С. 3—21. — *Гроссгейм А. А.* Анализ флоры Кавказа // Тр. Бот. ин-та Азерб. фил. АН СССР. Т. 1. Баку, 1936. 260 с. — *Исаченко Т. И., Лавренко Е. М.* Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР / Под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л.: Наука, 1980. С. 10—20. — *Лавренко Е. М.* Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 1. С. 530—548. — *Лавренко Е. М.* Провинциальное разделение Причерноморско-Казахстанской подобласти Степной области Евразии // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 5. С. 609—625. — *Остапенко Б. Ф.* Классификация типов леса и лесотипологическое районирование северного склона Большого Кавказа // Тр. Харьковск. с.-х. ин-та. 1968. Т. 72(109). С. 45—110. — *Портениер Н. Н.* Географический анализ флоры бассейна реки Черек Безенгийский (Центральный Кавказ). I. Природные условия района и общая характеристика его флоры и растительности // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 10. С. 16—22. — *Середин Р. М.* Анализ флоры Северного Кавказа // Региональные флористические исследования / Под ред. В. М. Шмидта. Л.: Изд-во ЛГУ, 1987. С. 5—20. — *Тахтаджян А. Л.* Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 148 с. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 224 с. — *Харадзе А. Л.* К ботанико-географическому районированию высокогорий Большого Кавказа // Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования. М.; Л.: Наука, 1966. С. 75—89. (Проблемы ботаники. Т. 8). — *Шифферс Е. В.* Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 399 с. — *Davis P. H.* Introduction // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1965. Vol. 1. P. 1—26. — *Good R.* The geography of the flowering plants. London, 1947. 403 p. — *Good R.* The geography of the flowering plants. 3d ed. London, 1965. XVI. 518 p. — *Hayek A.* Allgemeine Pflanzengeographie. Berlin, 1926. 409 S. — *Meusel H., Jäger E., Weinert E.* Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd 1, 2. Jena, 1965—1978. Bd 1. 583 S.; Bd 2. XI. 418 S. — *Zohary M.* Geobotanical Foundations of the Middle East. Vol. 1, 2. Stuttgart; Amsterdam, 1973. 739 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 V 1993

SUMMARY

The article is the continuation of geographical analysis of flora of Bezengiyskiy gorge. The characteristic of geographical elements as well as peculiarities of species distribution depending on type of eco- and biotope, altitudinal belts are carried out in the article. The boreal character of Central Caucasus flora is confirmed. Boreal species predominate in the structure of flora as a whole, in composition of main vegetation types and in the flora of altitudinal belts. Species of Caucasian geographical element prevail among boreal ones.

УДК 581.321 : 582.571.2

© 1993

И. И. Шамров, Г. М. Анисимова

РАЗВИТИЕ СЕМЯЗАЧАТКА И СЕМЕНИ У *JUNCUS FILIFORMIS* (*JUNCACEAE*)

I. I. SHAMROV, G. M. ANISIMOVA. THE DEVELOPMENT OF OVULE AND SEED IN *JUNCUS FILIFORMIS* (*JUNCACEAE*)

Изучен морфогенез семязачатка и семени у *Juncus filiformis*. Формированию примордия семязачатка предшествуют антиклинальные деления клеток эпидермы и большинства клеток субэпидермы, периклинальные деления одной из центральных клеток субэпидермы и нижележащей клетки 3-го слоя плаценты. Примордий семязачатка состоит из эпидермального, субэпидермального слоев и осевого ряда клеток под археспориальной клеткой. Выявлены инициали и прослежен генезис различных структур семязачатка, а также характер их преобразований в ходе развития семени. Семязачаток анатропный, крассинуцеллятный, битегмальный. Париетальная ткань 1-слойная. В халазальной части нуцеллуса дифференцируется подиум, бóльшая часть которого и эпидермальный слой нуцеллуса сохраняются в зрелом семени. Интегументы 2—3-слойные, с оперкулумом в апикальной части внутреннего интегумента; оба принимают участие в формировании семенной кожуры. Гипостаза (4—5 слоев) представлена сначала тонкостенными клетками, но во время первых стадий эмбриогенеза клетки становятся лигнифицированными и заполняются танинами. Танины накапливаются также во внутренней эпидерме внутреннего интегумента и базальной части подиума. В проводящем пучке, представленном тяжами прокамбиальных клеток, после оплодотворения дифференцируются элементы ксилемы и флоэмы. Имеется плацентарный обтуратор.

Археспорий 1-клеточный. Тетрада мегаспор линейная. Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры по Polygonum-типу. Синергиды с нитчатым аппаратом, 3 антиподы небольших размеров, полярные ядра сливаются до оплодотворения. Эмбриогенез соответствует Onagrad-типу Juncus-вариации. Эндосперм гелобиальный. 1-ядерная халазальная клетка функционирует как гаусторий, а микропилярная клетка образует собственно эндосперм семени.

Сем. *Juncaceae* относится к числу семейств, недостаточно изученных эмбриологически (Анисимова, 1990). Что касается семязачатка, то в литературе практически отсутствуют данные о ранних стадиях его развития и динамике структур. Нами ранее (Anisimova, Shamrov, 1992b; Shamrov, 1992; Шамров, Анисимова, 1993) был прослежен генезис структур семязачатка и семени у *Luzula pedemontana* Boiss. et Reut. В предлагаемой статье приведены результаты исследования представителя другого рода сем. *Juncaceae* — *Juncus filiformis* — и дан сравнительный анализ сходства и различия в развитии и строении семязачатка и семени у различных видов сем. *Juncaceae*.

Материал и методика исследования

Ситник нитевидный *Juncus filiformis* L. — многолетнее корневищное растение, произрастающее на увлажненных почвах. Материал был собран в Ленинградской и Псковской областях и на территории парка Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

Завязи с семязачатками и семенами на разных стадиях развития фиксировали в смеси FAA. Материал обрабатывали по общепринятой методике. Срезы толщиной 10—12 мкм окрашивали генцианвиолетом по Ньютону с подкраской оранжем

«G» в гвоздичном масле и фуксинсернистой кислотой по Фёльгену с подкраской гематоксилином по Эрлиху и алциановым синим. Для выявления лигнина в клеточных оболочках использовали раствор флороглюцина, а танинов в цитоплазме — 1%-й раствор хлорида трехвалентного железа в 0.1*N* соляной кислоте (Дженсен, 1965).

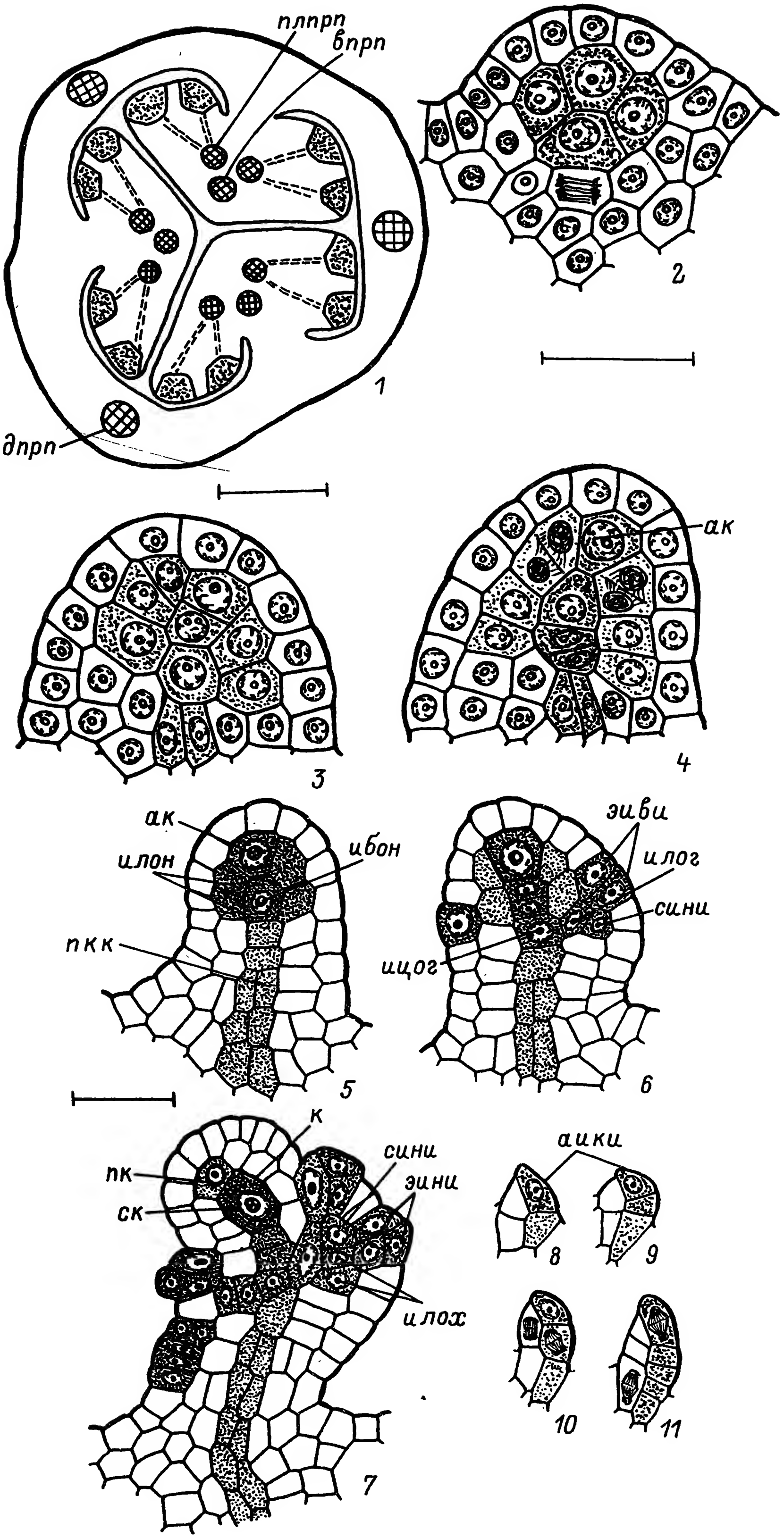
Результаты исследования

Завязь и плацентация. У *Juncus filiformis* гинецей паракарпный, состоящий из 3 плодолистиков. Завязь верхняя, 1-гнездная. Многочисленные семязачатки развиваются на 3 составных копьевидных париетальных плацентах, прикрепляющихся к стенке завязи посредством дифференцированного стерильного основания, согласно классификации Э. С. Терехина и З. И. Никитичевой (1981). Семязачатки возникают на плацентарных выростах и располагаются в 4 ряда. Вдоль стенки завязи проходят 3 дорзальных и 3 вентральных проводящих пучка. Плацента снабжена 2 проводящими пучками, каждый из которых обеспечивает питательными веществами 2 семязачатка (рис. 1, *1*).

Примордий семязачатка. Формирование семязачатка начинается с выделения в плаценте группы клеток: на срезе их, как правило, 4. Они отличаются более крупными размерами, большими ядрами и плотной цитоплазмой: 3 клетки относятся к субэпидермальному слою, а 4-я — к 3-му слою плаценты (рис. 1, *2*). Клетки эпидермы и большинство клеток субэпидермы плаценты, кроме одной, занимающей центральное положение, делятся сначала антиклинально. Центральная субэпидермальная клетка делится периклинально (рис. 1, *3*), при этом наружная производная дифференцируется в археспориальную клетку. В дальнейшем периклинальное деление претерпевает также клетка 3-го слоя плаценты (рис. 1, *4*). Постепенно возникает примордий семязачатка, состоящий из эпидермального и субэпидермального слоев и осевого ряда клеток в основании археспориальной клетки. К осевому ряду клеток подходят тяжи прокамбиальных клеток от плацентарного проводящего пучка (рис. 1, *5*). С этой стадии развития начинаются изгибание и переход семязачатка в анатропное положение.

Дифференциация структур семязачатка начинается с выделения в апикальной части примордия клеток, которые характеризуются более плотной цитоплазмой. Клетки субэпидермального слоя, смежные с археспориальной клеткой, становятся инициалями латеральной области нуцеллуса, а верхняя клетка осевого ряда, сестринская по отношению к археспориальной клетке, — инициалью базальной области нуцеллуса (рис. 1, *5*), которая вскоре делится (рис. 1, *6*). Ниже этих инициалей примерно на одном уровне происходит обособление других инициалей — центральной области гипостазы (клетка осевого ряда под инициалями базальной области нуцеллуса) и внутреннего интегумента (1—2 слоя эпидермальных клеток) (рис. 1, *6*). С дорзальной стороны примордия клетка субэпидермы, смежная с инициалью центральной области гипостазы, делится наклонной перегородкой, и верхняя производная становится инициалью латеральной области гипостазы, а нижняя в результате серии делений образует субэпидермальную инициаль наружного интегумента и инициали латеральной области халазы (рис. 1, *6, 7*). Клетки осевого ряда под инициалью центральной области гипостазы становятся прокамбиальными и в дальнейшем образуют проводящий пучок семязачатка. После деления археспориальной клетки и образования спорогенной и париетальной клеток формируется единая инициальная зона гипостазы и дифференцируются эпидермальные инициали наружного интегумента (рис. 1, *7*).

Нуцеллус. Семязачаток у *J. filiformis* крассинуцеллятный. В нуцеллусе топографически выделяются 3 области — апикальная (над формирующимся мегаспороцитом), базальная (под формирующимся мегаспороцитом) и латеральная.


пллрп
впрп
дпрп
1
2
ак
3
4
ак
илон
ибон
пкк
5
эиви
илог
сини
ицог
6
к
пк
ск
сини
эини
илох
7
аики
8
9
10
11

Апикальная область нуцеллуса представлена париетальной тканью, которая образуется за счет делений париетальной клетки. Париетальная клетка и клетки эпидермы разделены сначала каллозной стенкой (рис. 1, *7*); затем каллоза исчезает и происходит несколько антиклинальных делений на стадии мегаспороцита, вступившего в мейоз (рис. 2, *1*), диады мегаспор (рис. 2, *2*) и зрелого зародышевого мешка (рис. 3, *4*), в результате чего формируется 1-слойная париетальная ткань. Клетки париетальной ткани довольно крупные и вытянуты в радиальном направлении (рис. 3, *4*). После оплодотворения их радиальные стенки начинают утолщаться, вероятно, за счет каллозы, что совпадает по времени с разрушением клеток латеральной области нуцеллуса и поступлением продуктов распада клеток в развивающийся зародыш через париетальную ткань (рис. 4, *3*; *5*). После стадии раннего глобулярного зародыша париетальная ткань начинает разрушаться и в зрелом семени не сохраняется (рис. 6).

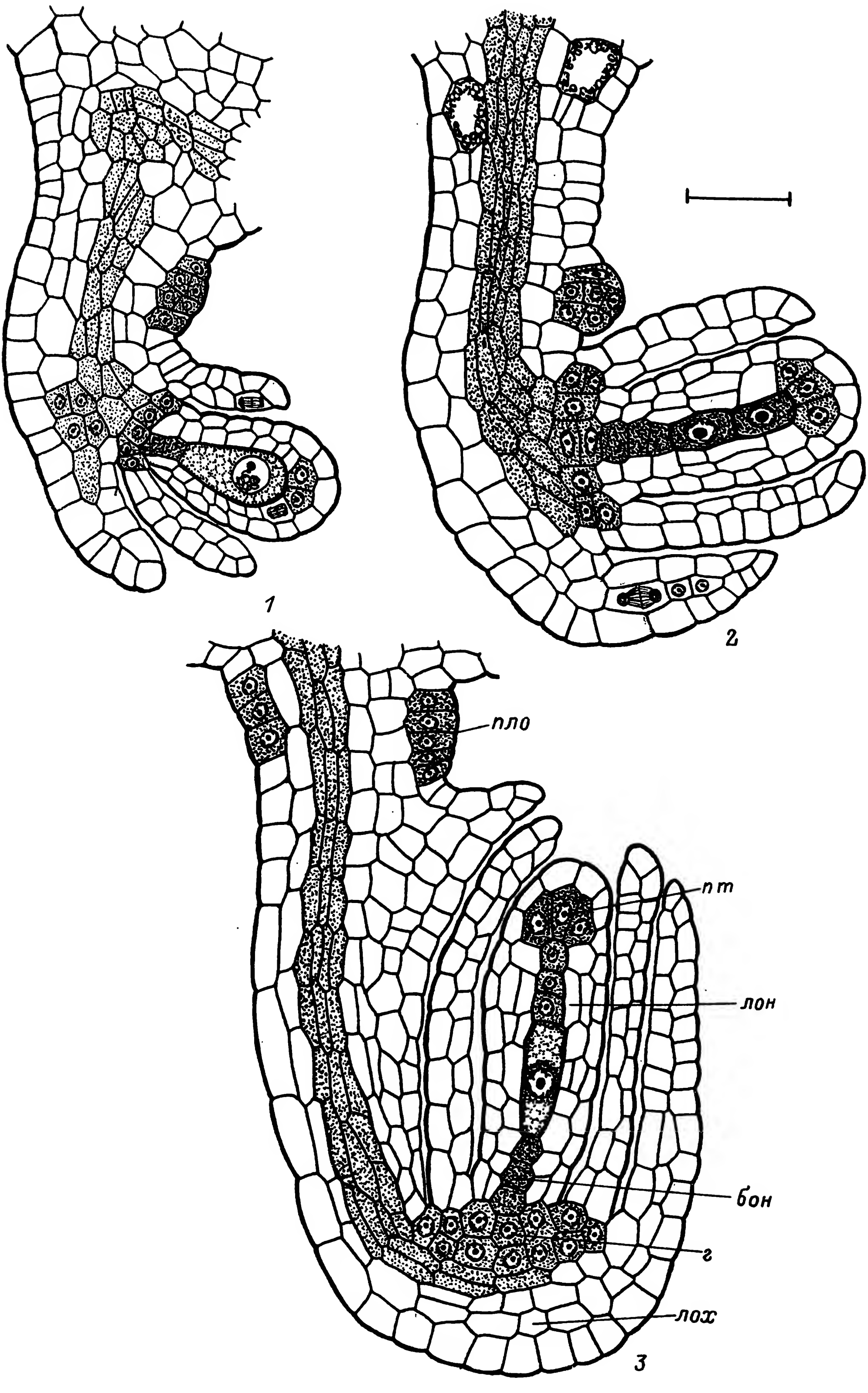
Базальная область нуцеллуса сначала 1-слойная (рис. 1, *7*; 2, *1—3*; 3, *4*), после оплодотворения становится 2-слойной (рис. 4, *3*).

Латеральная область нуцеллуса в формирующемся семязачатке 1-слойная (рис. 1, *7*; 2, *1*), со стадии диады мегаспор отдельные ее клетки претерпевают периклинальные деления (рис. 2, *2*), и в дальнейшем она оказывается 2—4-слойной (рис. 3, *2*, *4*). Во время развития зародышевого мешка начиная с 4-ядерной стадии на уровне его халазального полюса клетки субэпидермы латеральной области нуцеллуса делятся несколько раз периклинально, формируя 2—4-слойную ткань. Почти одновременно с этим в клетках латеральной и базальной областей в основании нуцеллуса происходят антиклинальные деления, приводящие к образованию 4-слойной ткани (рис. 3, *2, 4*; 4, *3*). Таким образом, в халазальной части нуцеллуса формируется особая структура бокаловидной формы — подиум, состоящий, как и базальная область нуцеллуса, из таблитчатых густоплазменных клеток. В отличие от них вышележащие клетки латеральной области нуцеллуса являются более вытянутыми и вакуолизированными, и уже после оплодотворения (рис. 4, *3*) они подвергаются деструкции во внутренних слоях. Клетки подиума долго остаются жизнедеятельными, т. е. до тех пор, пока окончательно не разрушатся вышележащие клетки латеральной области нуцеллуса. Со стадии квадрантов в проэмбрио, когда начинается клеткообразование в микропилярной камере эндосперма, вокруг халазальной камеры эндосперма начинается разрушение прилегающих клеток базальной и латеральной областей нуцеллуса, не относящихся к подиуму. В клетках 2—3 слоев подиума в основании нуцеллуса обнаруживаются первые признаки лигнификации стенок и накопления танинов (рис. 5). Эти сильно лигнифицированные клетки с танинами, а также часть вышележащих, незначительно лигнифицированных клеток подиума сохраняются в зрелом семени (рис. 6).

Примечательной особенностью нуцеллуса является эпидермальный слой. Его клетки сначала прямоугольной формы, мало отличающиеся от других клеток нуцеллуса, постепенно сильно увеличиваются в размерах и становятся вытянутыми в радиальном направлении (рис. 2, *2, 3*; 3, *2, 4*; 4, *3*; 5). В начале эмбриогенеза (рис. 4, *3*; 5) в их радиальных стенках на верхушке нуцеллуса наблюдается отложение полисахаридов, вероятно, каллозы, которая исчезает

Рис. 1. Возникновение примордия семязачатка и дифференциация в нем структур у *Juncus filiformis*.

1 — поперечный срез завязи с тремя составными париетальными плацентами; *2—4* — формирование примордия семязачатка; *5—7* — инициация структур семязачатка; *8—11* — стадии формирования интегумента. *аики* — апикальная инициальная клетка интегумента, *ак* — археспориальная клетка, *впрп* — вентральный проводящий пучок, *дпрп* — дорзальный проводящий пучок, *ибон* — инициали базальной области нуцеллуса, *илог* — инициали латеральной области гипостазы, *илон* — инициали латеральной области нуцеллуса, *илох* — инициали латеральной области халазы, *щог* — инициали центральной области гипостазы, *к* — каллюза, *пк* — париетальная клетка, *пкк* — прокамбиальные клетки, *плпрп* — плацентарный проводящий пучок, *сини* — субэпидермальные инициали наружного интегумента, *ск* — спорогенная клетка, *эиви* — эпидермальные инициали внутреннего интегумента, *эини* — эпидермальные инициали наружного интегумента. Масштабная линейка: *1* — 0.05; *2—4* — 0.03; *5—11* — 0.02 мм.


1
2
пло
пт
лон
бон
г
лох
3

после образования глобулярного зародыша. На стадии проэмбрио с квадрантами наружные стенки всех эпидермальных клеток лигнифицируются и на них откладывается кутикула (рис. 5). В зрелом семени эпидермальный слой нуцеллуса сохраняется (рис. 6).

Интегументы. Семязачаток с 2 интегументами, которые возникают в виде кольцевых валиков за счет периклинальных делений в основном эпидермальных инициалей. В образовании базальной части наружного интегумента участвуют также и субэпидермальные инициали. Таким образом, внутренний интегумент семязачатка является 2-слойным, а наружный — 2—3-слойным. Независимо от того, что инициали внутреннего интегумента дифференцируются раньше, их деление начинается почти синхронно с делениями инициалей наружного интегумента (рис. 1, *7*).

Эпидермальные инициали интегументов располагаются обычно в 2 слоя, и клетки одного из них образуют внутренний слой, а клетки другого — наружный слой интегумента. Большой интерес представляет характер их делений, определяющий особенности роста интегумента. Его рост вызывается упреждающим делением апикальной инициальной клетки, которая возникает при первом наклонном делении эпидермальной инициали наружного слоя и занимает всегда верхушку формирующегося интегумента (рис. 1, *7*). После деления апикальной инициальной клетки делится эпидермальная инициальная клетка внутреннего слоя (рис. 1, *8*), после чего к наклонному делению снова приступает апикальная инициальная клетка (рис. 1, *9*). Затем периклинально делятся производные в обоих слоях (рис. 1, *10, 11*). В результате этого перегородки между клетками смежных слоев интегумента образуют ступенчатый профиль, наружный слой оказывается длиннее, чем внутренний, а формирующийся интегумент — асимметричным (рис. 2, *1—3*). Следует подчеркнуть, что на первых стадиях развития деления отмечаются по всей длине растущего интегумента (рис. 1, *10, 11*), но постепенно они смещаются к средней, а затем к верхней части интегумента (рис. 2, *2, 3*), при этом в нижней части рост интегумента происходит за счет растяжения клеток.

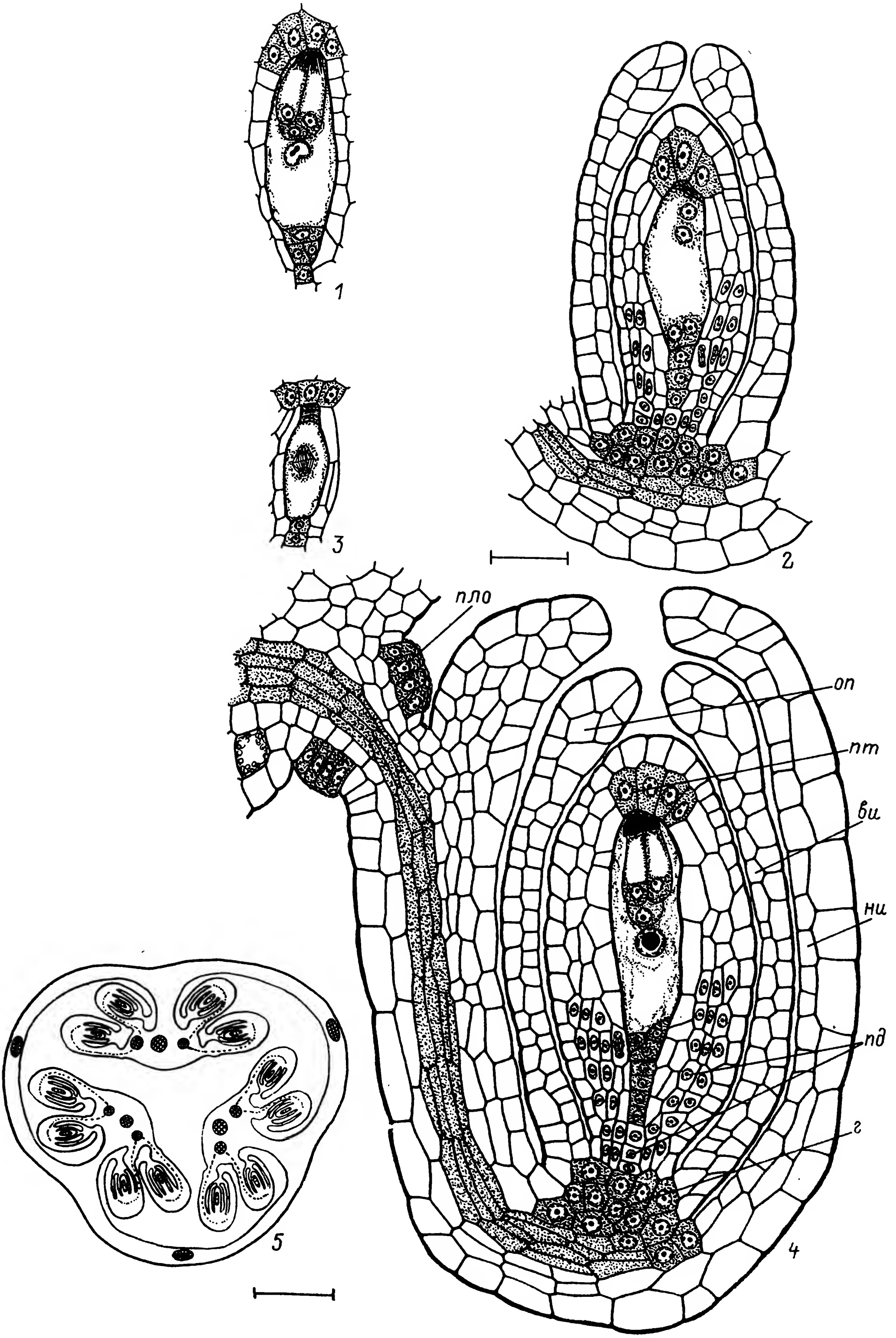
На стадии 4-ядерного зародышевого мешка (рис. 3, *2*) в апикальной части внутреннего интегумента начинаются деления клеток внутреннего слоя, приводящие к увеличению числа слоев (до 3) и формированию особой структуры — оперкулума (рис. 3, *4*). Микропиле образовано обоими интегументами.

Сразу же после оплодотворения в клетках внутреннего слоя внутреннего интегумента начинается отложение танинов и утолщение клеточных стенок в области оперкулума (рис. 4, *3*). В дальнейшем клетки этого слоя увеличиваются в размерах (рис. 5) и их внутренние тангенциальные стенки становятся сильно лигнифицированными (рис. 6). Клетки наружного слоя внутреннего интегумента начинают делиться после оплодотворения и образуют в базальной части 2 слоя мелких клеток (рис. 4, *3*). Вышележащие клетки наружного слоя уплощаются (рис. 5), и затем происходит постепенная их деструкция в средней части. В зрелом семени (рис. 6) сохраняются лишь лигнифицированные клетки, заполненные танинами, в базальной части внутреннего интегумента и в области оперкулума. На их поверхности и над клетками внутренней эпидермы внутреннего интегумента откладывается кутикула.

Наружный интегумент в сформированном семязачатке преимущественно 2-слойный. В базальной части он состоит из 3 слоев, а в области рафе — из 3—4 слоев. Во время первых стадий развития зародыша (рис. 5) начинается

Рис. 2. Формирование структур семязачатка во время мегаспорогенеза.

Объяснения *1—3* в тексте. *бон* — базальная область нуцеллуса, *г* — гипостаза, *лон* — латеральная область нуцеллуса, *лох* — латеральная область халазы, *пло* — плацентарный обтуратор, *пт* — париетальная ткань. Масштабная линейка — 0.02 мм.


1
3
2
пло
оп
пт
ви
ни
пд
г
4
5

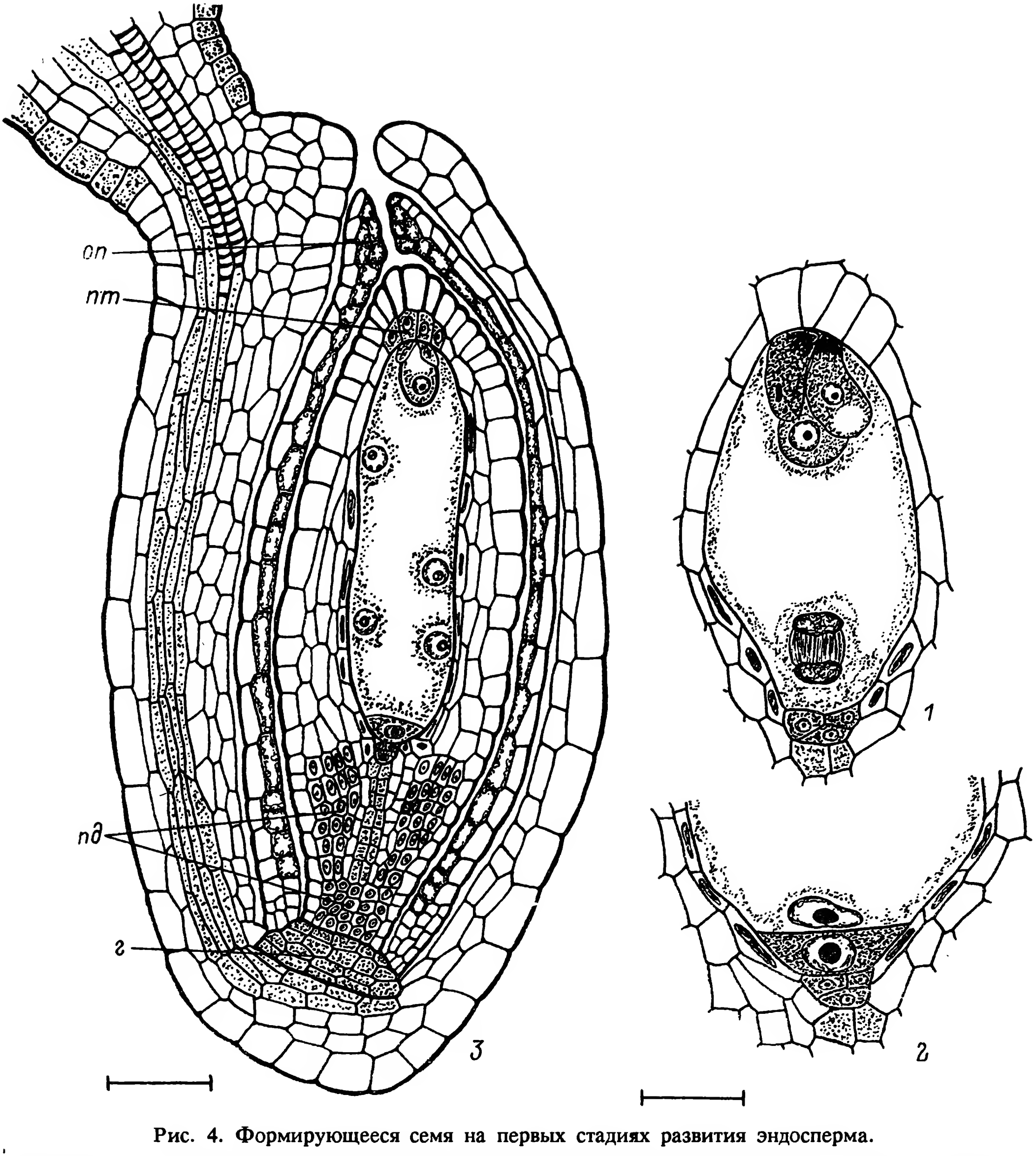


Рис. 4. Формирующееся семя на первых стадиях развития эндосперма.

Объяснения *1—3* в тексте. Обозначения те же, что и на рис. 2, 3. Масштабная линейка: *1, 2* — 0.02; *3* — 0.03 мм.

лигнификация наружных клеточных стенок наружной эпидермы, и на их поверхности постепенно откладывается каллоза. По мере созревания семени клетки наружной эпидермы наружного интегумента, как, впрочем, и эпидермы всего семени, заполняются слизистыми веществами, что сопровождается дегенерацией протопласта. Слизь накапливается также и во внутренней эпидерме наружного интегумента (рис. 6).

Рис. 3. Формирование структур семязачатка во время развития зародышевого мешка.

Объяснения *1—5* в тексте. *ви* — внутренний интегумент, *ни* — наружный интегумент, *оп* — оперкулум, *пд* — подиум. Остальные обозначения те же, что на рис. 2. Масштабная линейка: *1—4* — 0.02; *5* — 0.2 мм.

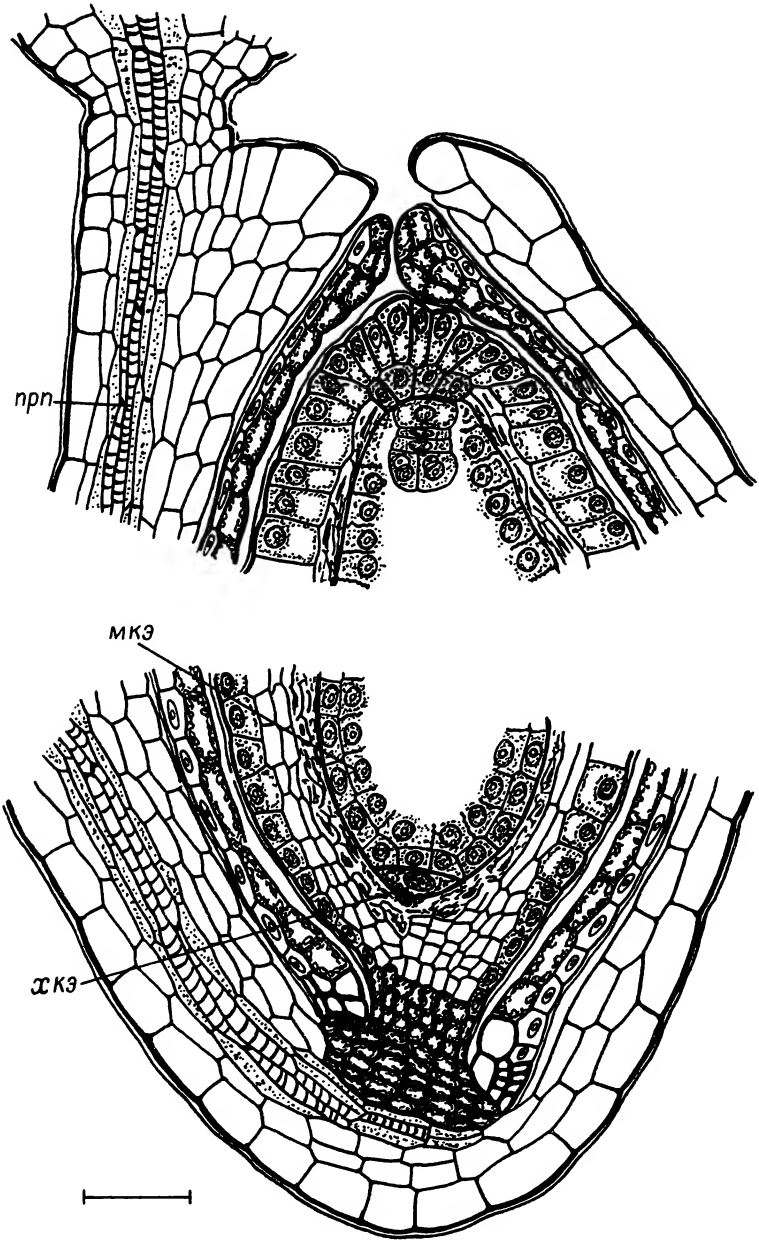


Рис. 5. Формирующееся семя во время клеткообразования в эндосперме.

мкэ — микропилярная клетка эндосперма, *прп* — проводящий пучок, *хкэ* — халазальная клетка эндосперма. Масштабная линейка — 0.03 мм.

Таким образом, семенная кожура у *J. filiformis* преимущественно 3-слойная, и в ее формировании участвуют оба интегумента. Клетки всех ее слоев (экзо- и эндотесты и эндотегмена) продолговатые и лигнифицированные в экзотесте и эндотегмене. Эндотегмен отделен от эндотесты и эпидермы нуцеллуса слоями кутикулы (рис. 6).

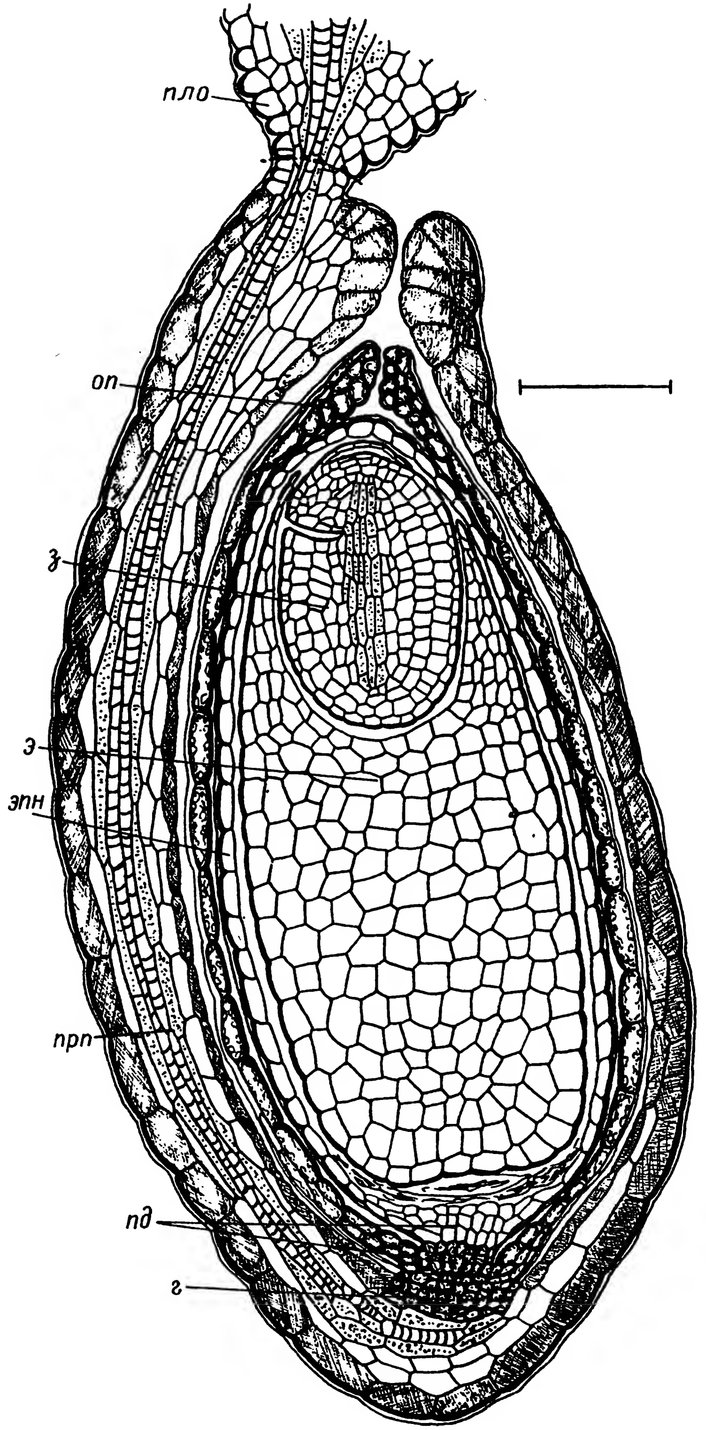


Рис. 6. Зрелое семя.

з — зародыш, *э* — эндосперм, *эпн* — эпидерма нуцеллуса. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2, 3, 5. Масштабная линейка — 0.1 мм.

Халаза составляет относительно небольшую часть как семязачатка, так и семени и является «нормальной» или типичной, согласно классификации K. Periasamy (1962). Ее латеральная область представлена 2 слоями паренхимных клеток вытянутой формы, а центральная область — клетками проводящего пучка (рис. 3, *4*; 6).

Гипостаза является пограничной тканью между нуцеллусом, интегументами и халазой. Сначала она 1-слойная (рис. 1, *7*; 2, *1*), но постепенно становится 2-слойной (рис. 2, *2, 3*) и 3-слойной (рис. 3, *4*). В сформированном семязачатке ее клетки тонкостенные, густоплазменные. После оплодотворения увеличивается число слоев до 4—5, и постепенно со стадии раннего проэмбрио (рис. 5) до зрелого семени (рис. 6) происходит лигнификация клеточных стенок и накопление танинов в клетках гипостазы.

Фуникулус. Семязачаток анатропный, с рафе, возникающим в результате конгенитального срастания фуникулуса с наружным интегументом. Собственно фуникулус почти не выражен. Семязачаток и семя прикрепляются базальной частью рафе к плацентарному выросту (рис. 3, *4, 5*; 6). В рафе из плаценты проходит проводящий пучок, который заходит в халазу и оканчивается вблизи гипостазы. После оплодотворения начиная с базальной части рафе в нем дифференцируются элементы флоэмы и сосуды с лестничными утолщениями (рис. 4, *3*; 5; 6).

Обтуратор. Как уже было отмечено, семязачатки у *J. filiformis* возникают на плацентарных выростах. С первых стадий формирования зародышевого мешка (рис. 2, *3*) на выросте начинает развиваться плацентарный обтуратор, представленный крупными густоплазменными клетками. Перед оплодотворением в клетках и на их поверхности обнаруживается слизь полисахаридной природы (рис. 3, *4*). В дальнейшем деятельность эпидермальных клеток плацентарного выроста как обтуратора прекращается, но они сохраняются в зрелом семени и отличаются от других клеток выроста лигнифицированными наружными тангенциальными и радиальными стенками (рис. 6).

Археспорий. В субэпидерме дифференцирующегося примордия семязачатка выделяется клетка, занимающая центральное положение и обладающая крупными размерами и большим ядром. Эта клетка является археспориальной (рис. 1, *4*). К началу инициации структур семязачатка она характеризуется плотной цитоплазмой и в ее оболочке откладывается каллоза, сначала в тангенциальных (рис. 1, *5*), а затем и в радиальных (рис. 1, *6*) стенках. В результате периклинального деления археспориальной клетки образуются спорогенная и париетальная клетки, ядра которых меньше ядра археспориальной клетки. Спорогенная клетка, как и археспориальная, имеет плотную цитоплазму, тогда как париетальная клетка более вакуолизирована. В париетальной клетке каллоза выявляется только на наружной тангенциальной стенке, а в спорогенной клетке — на радиальных стенках (рис. 1, *7*).

Мегаспороцит. Преобразование спорогенной клетки в мегаспороцит сопровождается увеличением размеров клетки главным образом в длину и формированием в ней мелких вакуолей. В делящемся мегаспороците отложение каллозы происходит не только в радиальных стенках, но и в наружной тангенциальной стенке (рис. 2, *1*). Во время мейоза возрастает мощность отложения каллозы в оболочке мегаспороцита, и в образовавшейся диаде клеток каллоза больше всего обнаруживается в тангенциальных стенках (рис. 2, *2*). В результате мейоза возникает линейная тетрада мегаспор, самой крупной клеткой в которой является халазальная мегаспора. Каллоза выявляется только на тангенциальной стенке, разделяющей халазальную и вышележащую мегаспоры (рис. 2, *3*).

Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу. 3 верхние мегаспоры тетрады постепенно дегенерируют, а в халазальной мегаспоре ядро, окруженное слоем цитоплазмы в центре клетки, начинает делиться (рис. 3, *1*).

Возникает 2-, а затем 4-ядерный зародышевый мешок (рис. 3, *2*), бóльшую часть которого занимает центральная вакуоль, а пары ядер находятся на полюсах. Вскоре происходит еще одно деление, после чего наступает клеткообразование и формируются клетки яйцевого аппарата (яйцеклетка и 2 синергиды), 3 антиподы и центральная клетка с 2 полярными ядрами (рис. 3, *3*). Полярные ядра сливаются до оплодотворения вблизи яйцевого аппарата. Яйцеклетка и синергиды удлиненной формы, с ядрами в апикальной части и крупными вакуолями в центре клеток. В синергидах формируется нитчатый аппарат (рис. 3, *4*). Антиподы небольших размеров, разрушаются, так же как и синергиды, на ранних стадиях эмбриогенеза (рис. 5, *1*).

Зародыш. После оплодотворения начинает делиться первичная клетка эндосперма (рис. 4, *1*), в то время как зигота находится в состоянии покоя. Зигота грушевидной формы, с толстой полисахаридной оболочкой (рис. 4, *3*; 7, *1*). Она делится поперечной перегородкой на 2 неравные клетки — маленькую апикальную (*ca*) и крупную базальную (*cb*) (рис. 7, *2*). Начиная с этой стадии и во время всего раннего эмбриогенеза в клетке *cb* стенка, граничащая с оболочкой зародышевого мешка, образует небольшие выросты, в которых откладываются полисахариды.

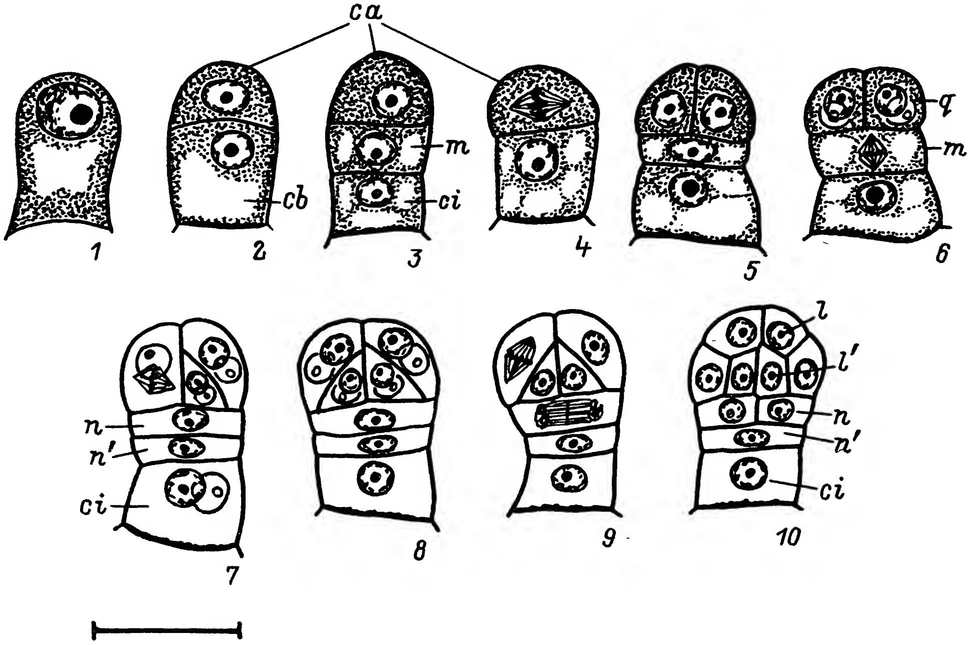


Рис. 7. Развитие зародыша у *Juncus filiformis*.

ca и *cb* — апикальная и базальная клетки 2-клеточного проэмбрио; *ci, l, l', m, n, n', q* — этажи проэмбрио. Масштабная линейка — 0.02 мм.

В исследованном материале мы смогли изучить только первые стадии развития зародыша. В 2-клеточном проэмбрио далее может делиться как клетка *cb* (рис. 7, *3*), так и клетка *ca* (рис. 7, *4*), но в итоге после поперечного деления в базальной клетке (клетки *m* и *ci*) и продольного деления в апикальной клетке возникает Т-образная тетрада клеток (рис. 7, *5*). Клетка *m* затем делится поперечной перегородкой (рис. 7, *6*) на клетки *n* и *n'* (рис. 7, *7*). На базе производных клетки *ca*, делящихся в продольном направлении, образуются квадранты проэмбрио (этаж *q*). В клетках квадранта деления клеток ориентированы сначала наклонно (рис. 7, *7*), за счет чего возникают октанты (рис. 7, *8*). Далее ярус *n* становится 2-слойным, а в этаже *q* после серии продольных делений вычленяется эмбриодерма и выделяются ярусы *l* и *l'* с инициалями периблемы и плеромы (рис. 7, *9, 10*).

Зрелый зародыш занимает примерно 1/4 длины семени, имеет яйцевидную форму и состоит из крупной семядоли, апексов побега и корня, гипокотиля и корневого чехлика (рис. 6).

Таким образом, на основании данных по раннему эмбриогенезу можно прийти к заключению, что развитие зародыша у *J. filiformis* соответствует Onagrad-типу Juncus-вариации (Johansen, 1950).

Эндосперм. К началу деления ядро первичной клетки эндосперма находится вблизи антипод. Деление завершается заложением поперечной перегородки и образованием большой микропилярной и маленькой халазальной камер (клеток) эндосперма (рис. 4, *1, 2*). Микропилярная клетка сильно вакуолизированная, а халазальная клетка густоплазменная. В дальнейшем в микропилярной клетке свободно происходят ядерные деления (рис. 4, *3*), а халазальная клетка остается 1-ядерной и дегенерирует на стадии раннего глобулярного зародыша. После образования 32—40 ядер (стадия тетрады проэмбрио) в микропилярной клетке происходит переход от ценоцитной фазы эндосперма к клеточной. Клеткообразование начинается в халазальной части и осуществляется, вероятно, путем свободно растущих клеточных стенок (рис. 5, *1, 2*). В зрелом семени эндосперм клеточный и его запасные вещества представлены крахмалом (рис. 6). Таким образом, развитие эндосперма у *J. filiformis* происходит по гелобиальному типу и характеризуется наличием стадии 2 камер (клеток). Халазальная камера, вероятно, функционирует как гаусторий, а микропилярная камера образует весь эндосперм зрелого семени.

Обсуждение

В сем. *Juncaceae* эмбриологически до сих пор изучены преимущественно представители 2 родов — *Juncus* и *Luzula*. Анализ собственных и литературных данных (имеющаяся литература обсуждалась ранее: Анисимова, 1990; Шамров, Анисимова, 1993) позволил установить, что каждый род характеризуется определенным набором эмбриологических признаков, которые свидетельствуют о сходстве и различиях между ними. Кроме того, выявляется спектр переходных состояний эмбриональных структур, отражающих направления их эволюционных преобразований.

Нами впервые проведено детальное исследование морфогенеза семязачатка и семени у представителей родов *Juncus* (*J. filiformis*) и *Luzula* (*L. pedemontana*) (Анисимова, 1990; Anisimova, Shamrov, 1992a, b; Shamrov, 1992; Шамров, Анисимова, 1993). На основании данных по генезису структур установлено, что изученным видам присуще большое число принципиально сходных черт в развитии и строении. К чертам сходства относятся следующие:

1) закономерности образования примордия семязачатка за счет делений клеток различных слоев плаценты: периклинальных делений центральной субэпидермальной и нижележащей клеток 3-го слоя и антиклинальных делений эпидермальных и большинства субэпидермальных клеток;

2) время дифференциации основных структур семязачатка (нуцеллуса, интегументов, халазы и гипостазы) — промежуток между стадиями развития семязачатка с археспориальной и спорогенной клетками;

3) строение семязачатка: семязачаток анатропный, крассинуцеллятный, битегмальный, с подиумом, оперкулумом, гипостазой и дифференцированным проводящим пучком;

4) наличие плацентарного обтуратора;

Различия в развитии и строении семязачатка и семени у *Juncus filiformis* и *Luzula pedemontana*

Структуры	*Luzula pedemontana*			*Juncus filiformis*		
	число слоев (число ядер)	время возникновения	время исчезновения	число слоев (число ядер)	время возникновения	время исчезновения
Нуцеллус:						
паристальная ткань	5—6	Археспорий—спорогенная клетка	Поздний глобулярный зародыш	1	Археспорий—спорогенная клетка	Ранний глобулярный зародыш
латеральная область	9—10	То же	То же	3—4	То же	То же
базальная область	5—6	» »	Ранний глобулярный зародыш	2	» »	Квадранты
подиум	4—5	Начало мейоза	Поздний глобулярный зародыш (верхняя часть)	2—4	4-ядерный зародышевый мешок	Ранний глобулярный зародыш (верхняя часть)
Наружный интегумент	4—5	Археспорий—спорогенная клетка	*	2—3	Археспорий—спорогенная клетка	*
Халаза	13—17	То же	*	5—6	То же	*
Гипостаза	8—9	» »	Ранний глобулярный зародыш **	4—5	» »	Квадранты **
Нуцеллярный колпачок	2	Во время оплодотворения	*	—	—	—
Оперкулум	3	Тетрада мегаспор	3—4-клеточный проэмбрио	3	4-ядерный зародышевый мешок	*
Проводящий пучок		Сформированный зародышевый мешок	*		Зигота	*
Халазальная клетка эндосперма	14—16 ядер	Зигота	Ранний глобулярный зародыш	1 ядро	»	Поздний глобулярный зародыш

Примечание. * Структура сохраняется в зрелом семени. ** Начало лигнификации и отложения танинов в клетках.

5) дифференциация и дальнейшее формирование основных эмбриональных структур: 1-клеточный археспорий, линейная тетрада мегаспор, Polygonum-тип развития зародышевого мешка, Onagrad-тип, Juncus-вариация эмбриогенеза, гелобиальный эндосперм;

6) строение зрелого семени: семенная кожура образована обоими интегументами, сохраняются эпидермальный слой нуцеллуса, базальная часть подиума, халаза и гипостаза, зародыш дифференцирован на органы, эндосперм составляет основную часть семени.

Таким образом, единые закономерности возникновения семязачатка и дифференциации его структур, единый план строения семязачатка и зрелого семени и единые типы развития различных эмбриональных структур свидетельствуют о близком родстве *Juncus* и *Luzula* и принадлежности их к одному сем. *Juncaceae.*

Различия между изученными видами проявляются прежде всего в строении плацент, а также в числе семязачатков в завязи и их относительных размерах. У *Luzula pedemontana* имеется всего 3 крупных семязачатка, возникающих на плацентарной колонке в основании завязи. У *Juncus filiformis* развивается большое количество семязачатков, размеры которых в 2—2.5 раза меньше, чем у *Luzula pedemontana.* Они располагаются на 3 составных париетальных плацентах, проходящих по всей завязи. Однако главные различия касаются степени развития и времени существования различных тканей семязачатка и семени (см. таблицу).

Существующие различия, вероятно, можно объяснить, исходя из представлений Э. С. Терехина (1977, 1991) о существовании ряда модусов (способов) эволюционных преобразований органов и тканей, таких как редукции и амплификации. Редукции — это «отрицательные» последовательные терминальные изменения. Из двух основных направлений структурной редукции мы имеем дело, по-видимому, с общей редукцией, связанной с уменьшением размеров структуры. Общая редукция выражается либо в уменьшении числа слоев, составляющих нуцеллус, наружный интегумент, халазу, гипостазу, и сокращении времени существования, либо в более раннем появлении некоторых специфических черт в их развитии у *Juncus filiformis* по сравнению с *Luzula pedemontana.* Процессы, противоположные по своей морфогенетической сущности явлениям редукции, называются амплификациями, или «положительными» последовательными терминальными изменениями. На примере эволюции плацент в сем. *Orobanchaceae* (Терехин, Никитичева, 1981) было показано, что амплификации связаны с необходимостью увеличения числа семязачатков в завязи. В нашем случае амплификации выражаются в усложнении строения плацент и возникновении большего числа семязачатков у *Juncus filiformis* по сравнению с *Luzula pedemontana.*

Выявлены также структуры, которые в процессе развития семени замещаются другими структурами, выполняющими сходную функцию в зрелом семени. Так, у обоих видов отмечена тенденция к формированию нуцеллярного колпачка и оперкулума. Однако преимущественное развитие у каждого вида получает только одна структура, и поэтому у *Juncus filiformis* сохраняется только оперкулум, а у *Luzula pedemontana* — нуцеллярный колпачок, преобразующийся в эпистазу. И оперкулум, и эпистаза защищают зародыш зрелого семени и участвуют в его прорастании.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимова Г. М. Семейство *Juncaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1990. Т. 5. С. 183—187. — *Дженсен У. А.* Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с. — *Терехин Э. С.* Паразитные цветковые растения. Эволюция онтогенеза и образа жизни. Л.: Наука, 1977. 219 с. — *Терехин Э. С.* Проблемы эволюции онтогенеза семенных растений // Тр. БИН им. В. Л. Комарова АН СССР. 1991. Вып. 2. С. 1—69. — *Терехин Э. С., Никитичева З. И.* Семейство *Orobanchaceae.* Онтогенез и филогенез. Л.: Наука, 1981. 228 с. — *Шамров И. И., Анисимова Г. М.* Морфогенез семяпочки *Luzula* *pedemontana* (*Juncaceae*): структурное и гистохимическое исследование // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 4. С. 47—59. — *Anisimova G. M., Shamrov I. I.* Ovule structure and development peculiarities in *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*) // Proc. XI Int. symp. «Embryology and seed reproduction». St. Petersburg: Nauka, 1992a. P. 45—46. — *Anisimova G. M., Shamrov I. I.* The ovule development in *Juncus filiformis* (*Juncaceae*) // Abstr. XII Int. congr. on sexual plant reproduction. Columbus, Ohio, USA, 1992b. P. 2. — *Johansen D. A.* Plant embryology. Chronica Botanica. Waltham, 1950. 305 p. — *Periasamy K.* The ruminate endosperm: development and types of rumination // Plant embryology. CSIR. A symposium. New Delhi, 1962. P. 62—74. — *Shamrov I. I.* Structural and functional aspects of ovule development in some flowering plants // Proc. XI Int. symp. «Embryology and seed reproduction». St. Petersburg: Nauka, 1992. P. 501—502.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 10 II 1993

SUMMARY

The morphogenesis of different ovule and seed structures in *Juncus filiformis* is studied. The ovular primordium consists of the epidermal and subepidermal layers and axial cell row under the archesporial cell. The ovule is anatropous, crassinucellate, bitegmic. Parietal tissue is one-layered. The podium is differentiated in the chalazal part of nucellus. Its main part and epidermal layer of nucellus persist in mature seed. Integuments are 2—3-layed, with operculum in apical region of inner integument; both take part in the seed coat formation. The hypostase is 4—5-layered. Initially its cells have thin walls and later during the first stages of embryogenesis they are lignified and are filled by tannins. Tannins are also accumulated in inner epidermis of inner integument and basal part of podium. The elements of xylem and floem are differentiated in the vascular strand after fertilization.

Archesporium is one-celled. Tetrad megaspore is linear. The embryo sac develops by Polygonum-type from chalazal megaspore. Synergids have the filiform apparatus. There are 3 antipodes. Polar nuclei fuse before fertilization. Embryogenesis conforms to Onagrad-type of Juncus variation. Endosperm is helobial. Its one-nuclear chalazal cell functions as haustorium and micropylar cell forms the proper endosperm of the seed.

УДК 581.5
© 1993

В. В. Акатов

ПЯТНИСТОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АЛЬПИЙСКИХ РАСТЕНИЙ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

V. V. AKATOV. SPOTTED DISTRIBUTION OF THE ALPINE PLANTS IN THE WESTERN CAUCASUS

По распределению внутри региона местообитаний, пригодных для произрастания видов, но не заселенных ими, можно выделить 2 типа пятнистости: 1) незаселенные участки имеют случайное распределение и чередуются с заселенными участками; 2) незаселенные участки распределены неравномерно и приурочены к определенным горным массивам. Отсутствие (присутствие) представителей тех или иных видов на любом участке или массиве является результатом равновесия между их иммиграцией и вымиранием (выпадением). Причем если иммиграция видов определяется региональными процессами, то их выпадение — как региональными, так и локальными процессами. Соотношение роли региональных и локальных процессов в возникновении пятнистости определяли посредством специального теста.

В статье, касающейся применимости метода стандартов для оценки антропогенных изменений состояния популяций растений (Акатов, Акатова, 1992), было обращено внимание на очень неравномерное распределение плотности популяций значительной части видов в фитоценозах альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей Западного Кавказа. Даже в пределах небольшого набора фитоценозов, описанных на местообитаниях одного достаточно узкого типа, многие виды имели встречаемость и 0, и 100%. Причем отсутствие вида в конкретном местообитании во многих случаях представлялось очень слабо прогнозируемым явлением, а при анализе распределения по региону участков (местообитаний, фитоценозов), пригодных для произрастания вида, но не заселенных им, выявлено существование двух ситуаций: незаселенные участки имеют случайное распределение и чередуются с заселенными участками; незаселенные участки распределены неравномерно и образуют компактные группы, приуроченные к определенным районам или горным массивам.

В биогеографической литературе отмеченное выше явление известно под названием «пятнистое распределение видов» (Вульф, 1933; Pickett, Thompson, 1978; Даймонд, 1983; Василевич, 1983, 1991; и др.). Оно имеет широкое распространение в природе и непосредственно затрагивает проблемы как теоретического, так и практического характера. В числе прочих такие проблемы, как определение флористической емкости и флористической неполночленности сообществ, проблемы классификации, мониторинга, жизнеспособности популяций и стратегии сохранения видов, выбора участков под заповедники и резерваты. Однако, по-видимому, не будет ошибкой сказать, что, за исключением анализа крупных разрывов и дизъюнкций (см. обзоры: Вульф, 1933; Толмачев, 1974; и др.), природе пятнистого распределения видов (в особенности растений) не уделяется должного внимания, возможно, по той причине, что после появления «теории равновесия» R. MacArthur и E. Wilson (1963, 1967) и динамических моделей организации сообществ R. Levins (1969) и I. Hanski (1982) большинство биологов считают, что пятнистое распределение видов — результат случайности, присущей их иммиграции и вымиранию (Даймонд, 1983), а сами виды существуют в регионах в виде так называемых мерцающих метапопуляций — систем взаимодействующих локальных популяций (например, ценопопуляций), которые могут вымирать и восстанавливаться вновь (Гилпин, 1989). Действительно, в соответствии с теорией равновесия подавляющее большинство видов сообщества, занимающего однотипные местообитания, могут и должны иметь пятнистое распределение по крайней мере 1-го типа, т. е. будут встречены не на всех участках, пригодных для их произрастания (в отличие от ситуации, когда они будут встречены не на всех горных массивах, условно 2-й тип пятнистости). Причем степень пятнистости должна увеличиваться по мере снижения встречаемости этих видов в регионе, так как при этом, с одной стороны, уменьшается вероятность заноса диаспор на вакантные участки, а с другой — увеличивается вероятность их случайного выпадения из травостоя. Виды, более редко встречающиеся в пределах региона, обычно имеют и более низкую плотность ценопопуляций в каждом конкретном фитоценозе, что повышает вероятность их случайного вымирания, например, при флуктуациях среды или разного рода нарушениях. Положительная корреляция между обилием и распределением видов вытекает не только из динамических, но и из статических моделей организации сообществ (Hengeveld, Haeck, 1981; Kolasa, 1989; и др.) и была неоднократно подтверждена полевыми исследованиями (Gotelli, Simberloff, 1987; Collins, Glenn, 1990).

Указываются и другие причины пятнистости: исторические, когда пятнистость в распределении видов может быть объяснена пятнистостью самих местообитаний в прошлом (в том числе в иные геологические эпохи) или незавершенностью процесса заселения видом региона; конкурентное исключение, когда территория, занятая одним видом, становится как бы закрытой для других видов, чаще того же рода (Willis, 1922, по: Вульф, 1933; Толмачев, 1974; Даймонд, 1983).

Следует отметить, что приведенные выше, а также другие объяснения не являются альтернативными и могут быть скомбинированы в рамках теории равновесия, в соответствии с которой факторы, определяющие вероятность заселенности видами любого участка (местообитания, фитоценоза), можно объединить в 2 группы: 1) факторы, определяющие вероятность (частоту) исходного или повторного заноса диаспор вида на участки: способность видов к расселению и их возраст, удаленность фитоценозов одного типа друг от друга, наличие между ними топографических или иных преград, а также возраст этих фитоценозов и др.; 2) факторы, определяющие вероятность выпадения видов, среди них основные: качество абиотической среды, характер ценотических отношений, размер участков, эпифитотии, флуктуации климата, антропогенные воздействия и др.

По мнению R. Ricklefs (1987), исчезновение видов определяется процессами, идущими преимущественно на уровне сообщества или ниже, например в ценоячейке (Ипатов, 1966; Василевич, 1983), т. е. локальными процессами, а расселение видов — процессами по более широкой пространственной шкале, т. е. региональными процессами. В тех случаях, когда исчезновение составных частей метапопуляций видов не связано непосредственно с локальными условиями среды (например, в результате эпифитотий, климатических флуктуаций, регионального загрязнения или других факторов), можно считать, что оно также определяется региональными процессами.

Сложность геологического строения и высокая степень расчлененности рельефа Западного Кавказа создают условия, в целом благоприятные для формирования пятнистого типа распределения альпийских видов. В районе нашего исследования лишь 1 из 3 высокогорных хребтов (Главный) является единым на большей части своего протяжения, в то время как 2 остальных (Боковой и Передовой) — это, скорее, системы отдельных хребтов и массивов, разделенных глубоко врезанными долинами рек, склоны которых покрыты темнохвойными лесами. Но даже в пределах этих массивов альпийские луга и пустоши не образуют протяженных непрерывных зон. В той или иной степени изолированные фитоценозы, относящиеся к одной ассоциации, располагаются на склонах различных крутизны и экспозиции, сформированных разными горными породами. Понятно, что в подобных условиях заселенность участков видами определяется сочетанием самых различных факторов и процессов, выяснить значение каждого из которых пока не представляется возможным. Однако определение соотношения роли основных их групп, а именно локальных и региональных процессов вполне реально и является целью данной статьи.

Объекты и методы сбора полевого материала

Исследования проводили в бассейнах рек Белая, Большая и Малая Лаба, Большой Зеленчук (Кубанская геоботаническая подпровинция Северо-Кавказской провинции; Шифферс, 1953) на высокогорных массивах Главного, Бокового и Передового хребтов. Обозначение хребтов дано по В. Д. Панову (Панов, 1979; Панов и др., 1980).

Объектом анализа являются фитоценозы альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей, относящиеся к одной ассоциации Pediculari chroorrhynchae—Eritrichietum caucasicum Minaeva (Онипченко и др., 1987) со следующими характерными и константными видами: *Festuca ovina* L., *Carex huetiana* Boiss., *C. tristis* Bieb., *Campanula biebersteiniana* Schult., *Pedicularis chroorrhyncha* Vved., *Luzula spicata* (L.) DC., *Cetraria nivalis* (L.) Ach., *Cetraria islandica* (L.) Ach. и др. Сообщества занимают малоснежные прямые и выпуклые склоны различной крутизны, а также платообразные поверхности. На своей нижней границе, которая в зависимости от района и экспозиции расположена от 1950 до 2800 м над ур. м., они соприкасаются с сообществами субальпийских лугов, зарослями рододендрона кавказского или с березовым криволесьем, а сверху ограничены гребнем хребта, часто со скально-осыпными группировками растений, по бокам же обычно граничат с сообществами долгоснежных местообитаний.

В районе исследований на 14 горных массивах или участках хребтов на основе физиономических и флористических признаков, а также признаков местообитаний были выделены 50 фитоценозов (на 5 из них по 1, на 2 по 2, на 3 по 3, на 2 по 4 и еще на 3 по 8 фитоценозов, что примерно пропорционально распространению на этих массивах площадей, занятых альпийскими лугами и пустошами). В пределах каждого фитоценоза на 25 площадках по 16 м^2, заложенных регулярным способом, были выполнены геоботанические описания. Дополнительно отмечались виды, не зарегистрированные ни на одной площадке, но встреченные в пределах контура. Отмечались также признаки местообитания: высота над уровнем моря, экспозиция и уклон склона, характер подстилающих горных пород и каменистость (процент площади склона, занимаемой выходами горных пород).

На основе собранного таким способом фактического материала для каждого вида были рассчитаны 3 показателя.

R_1 — встречаемость вида в пределах каждого фитоценоза как доля числа площадок с его присутствием от общего числа площадок. Размер отбираемой пробы позволил определить встречаемость у 94—100% видов, произрастающих в пределах фитоценоза или учетного участка, причем у 40—60% из них — с точностью до 25%. Этот показатель отражает плотность популяций видов в фитоценозах, т. е. ценопопуляций.

R_2 — доля заселенных видом фитоценозов. Этот показатель отражает распространение видов в регионе.

R_3 — доля заселенных видом групп фитоценозов, приуроченных к определенным горным массивам (от 10 массивов, на которых было обследовано не менее 2 фитоценозов). Этот показатель отражает характер распределения видов в регионе.

Методы и результаты анализа

С целью оценки соотношения роли локальных и региональных процессов в возникновении пятнистого распределения был разработан специальный тест. В его основе лежит представление, что обмен диаспорами между участками одного фитоценоза по сравнению с ситуацией, когда рассматриваются разные фитоценозы, можно считать относительно свободным. Поэтому в отличие от присутствия (отсутствия) видов в фитоценозе их встречаемость в его пределах (R_1) в большинстве случаев определяется локально воздействующими факторами, т. е. преимущественно качеством абиотической и биотической среды. Отсюда следует, что если распределения значений показателя R_1, характеризующего встречаемость какого-либо вида в пределах фитоценозов, и частоты его присутствия в фитоценозах по ступеням факторов среды имеют сходный характер, то влияние этих факторов (иными словами, локальных процессов) на возникновение пятнистости можно считать существенным, и наоборот.

Оценка роли факторов среды в распределении видов проводилась методом коллигации (Генес, 1967, по: Нешатаев, 1987), позволяющим определять меру связи каждого состояния явления с каждой ступенью фактора. В основе этого метода лежат понятия: 1) общей вероятности $P(a_i)$, отражающей поведение какого-либо класса явления (a_i) в общем ряду размещения всех классов явления $A\ (a_i \ldots a_n)$ без учета размещения этих классов по ступеням какого-либо фактора B; 2) частной или условной вероятности $P(a_i/b_i)$, отражающей поведение только определенных классов явления $A\ (a_i \ldots a_n)$ при определенных состояниях фактора $B\ (b_i \ldots b_n)$. Коэффициент коллигации (C) определяется как отношение $P(a_i/b_i)/P(a_i)$. Значения C выше единицы указывают на наиболее значимые ступени фактора.

В качестве факторов среды в нашем случае могут выступать признаки местообитаний, тесно связанные с микроклиматом, химическими и физическими свойствами почв: экспозиция, крутизна и каменистость склона, характер подстилающих горных пород, а также видовое разнообразие сообществ (среднее число видов на площадке 16 м^2). Последний признак можно рассматривать как интегральный показатель, отражающий флористическую емкость местообитания, определяемую как абиотическими, так и биотическими условиями. Согласно теории равновесия, скорость выпадения видов выше на участках с более высоким разнообразием, что связано с меньшим средним размером популяций каждого из видов и большей вероятностью их конкурентного исключения (MacArthur, Wilson, 1967). Такой признак, как высота расположения фитоценозов над уровнем моря, нами не использовался, так как их высотные границы связаны с одними и теми же биоклиматическими рубежами, несмотря на то что, например, в бассейне р. Белой они проходят на высоте 2000—2200, а в бассейне р. Большой Зеленчук — на высоте 2600—2800 м над ур. м. В качестве явлений использовались показатели: встречаемость видов (R_1) и их присутствие (отсутствие) в фитоценозах. Каждый из факторов был разбит на 2 или 3 ступени. В качестве альтернативных состояний явления использовались: 1) присутствие—отсутствие вида; 2) высокая и низкая встречаемость. Пороговое значение встречаемости для каждого вида соответствовало медиане.

Сопоставление коэффициентов коллигации, отражающих меру связи каждой ступени факторов среды с аналогичными состояниями явлений (т. е. отсутствием вида и низкими значениями его встречаемости, равно как присутствием и высокими значениями встречаемости), позволяет оценить соотношение роли локальных и региональных процессов в возникновении пятнистого распределения. В случае, когда аналогичные состояния связаны преимущественно с одними и теми же ступенями факторов среды, это должно свидетельствовать о значительной роли локальных процессов и незначительной — региональных, и наоборот. Для определения степени соответствия коэффициентов коллигации был рассчитан коэффициент корреляции (*r*).

Непосредственным объектом анализа служили виды со средней частотой присутствия в фитоценозах, т. е. со значениями R_2, бóльшими 0.4, но меньшими 0.8 (31 вид). Для остальных видов из-за недостаточного объема выборки трудно определить силу связи с факторами среды либо 1-го (при $R_2 > 0.8$), либо 2-го (при $R_2 < 0.4$) явления.

Необходимо отметить, что низкие значения коэффициентов корреляции могут иметь место и в том случае, если варьирование плотности популяций вида не определяется анализируемыми факторами среды. Для определения силы связи между этими факторами в целом и плотностью ценопопуляций каждого вида (R_1) был рассчитан коэффициент информационной связи (K_1) (Нешатаев, 1987).

Числовые значения всех используемых для характеристики видов показателей сведены в таблицу, а их соотношение показано на рис. 1, 2 (а именно соотношение между значениями коэффициента корреляции (*r*), R_2 и ($1—R_3$)). Причем на рис. 1 анализируются все виды с $0.4 \leqslant R_2 \leqslant 0.8$, а на рис. 2 — только те из них, у которых значение $K_1 > 0.3$, т. е. варьирование значений R_2 более чем на 30% связано с перечисленными выше пятью факторами. Анализ рис. 1 позволяет выделить 3 группы видов.

Численные значения показателей, характеризующих распределение анализируемых альпийских видов

Группы	Виды	R_2	$(1—R_2)$	K_1	*r*
A	*Alchemilla retinervis* Bus.	0.62	0	**0.432**	0.82
	Antennaria caucasica Boriss.	0.60	0.2	0.107	0.72
	Anthoxanthum odoratum L.	0.70	0	0.164	0.77
	Bromopsis variegata (Bieb.) Holub	0.42	0.2	**0.387**	0.70
	Cirsium simplex C. A. Mey.	0.56	0.2	**0.444**	0.49
	Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.	0.60	0.1	0.290	0.56
	Erigeron alpinus L.	0.46	0.2	**0.487**	0.63
	Gentiana oschtenica (Kusn.) Woronow	0.40	0.1	0.209	0.77
	G. septemfida Pall.	0.76	0.1	0.148	0.54
	Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur	0.60	0.2	0.121	0.61
	Luzula spicata (L.) DC.	0.78	0.2	**0.350**	0.66
	Plantago saxatilis Bieb.	0.44	0.1	**0.510**	0.74
	Primula algida Adams	0.44	0.3	**0.311**	0.70
	P. kusnetzovii Fed.	0.64	0	0.139	0.68
	Rhinanthus minor L.	0.52	0	0.221	0.78
	Scabiosa caucasica Bieb.	0.50	0.1	**0.560**	0.66
	Senecio aurantiacus Hoppe ex Willd.	0.40	0.3	**0.358**	0.80
	Vaccinium vitis-idaea L.	0.74	0.1	**0.668**	0.52
B	*Chamaesciadium acaule* (Bieb.) Boiss.	0.40	0.4	**0.416**	0.40
	Eremogone lychnidea (Bieb.) Rupr.	0.42	0.4	**0.324**	0.21
	Oxytropis kubanensis Leskov	0.44	0.5	**0.397**	—0.26
	Potentilla gelida C. A. Mey.	0.58	0.4	**0.443**	0.27
	Seseli alpinum Bieb.	0.42	0.3	**0.342**	—0.19
	Trifolium polyphyllum C. A. Mey.	0.40	0.7	**0.689**	—0.53
C	*Cerastium purpurascens* Adam	0.60	0.4	0.229	—0.45
	Minuartia circassica (Albov) Woronow	0.76	0.1	0.280	0.21
	M. oreina (Mattf.) Schischk.	0.48	0.1	0.162	—0.16
	Pedicularis caucasica Bieb.	0.60	0.2	0.153	—0.06
	Ranunculus oreophilus Bieb.	0.64	0.1	**0.368**	0.24
	Taraxacum porphyranthum Boiss.	0.72	0.2	0.132	0.19
	Valeriana alpestris Stev.	0.64	0.1	0.116	0.07

Примечание. Цифры, набранные полужирным шрифтом, — значения $K_1 > 0.30$.

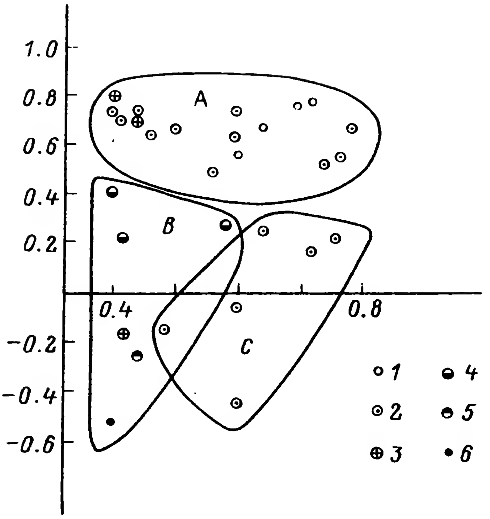


Рис. 1. Соотношение между долей заселенных видами фитоценозов (R_2), долей не заселенных ими горных массивов ($1-R_3$) и ролью локальных процессов в их распределении (она существенна при высоких положительных значениях r).

По оси абсцисс — R_2; по оси ординат — коэффициент корреляции r. ($1-R_3$): *1* — 0; *2* — 0.1, 0.2; *3* — 0.3; *4* — 0.4; *5* — 0.5; *6* — более 0.6. *A*, *B*, *C* — группы видов.

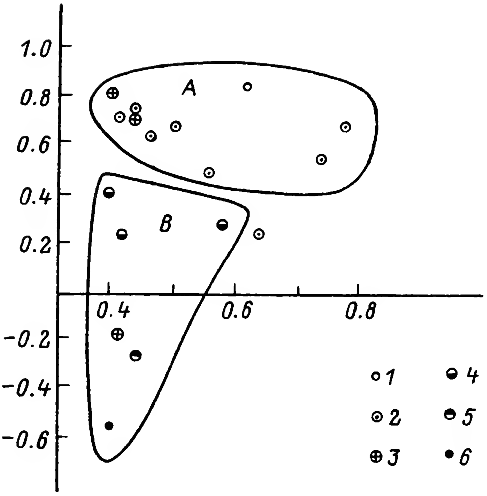


Рис. 2. Соотношение между значениями R_2, ($1-R_3$) и r у видов с $K_1 > 0.3$.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

A) Виды, имеющие высокую степень соответствия коэффициентов коллигации (коэффициент корреляции достоверен для 0.1—10%-го уровня значимости), различную частоту присутствия в фитоценозах (R_2) и преимущественно невысокую степень пятнистости 2-го типа.

B) Виды с низкой степенью соответствия коэффициентов коллигации, частотой присутствия в фитоценозах от 0.4 до 0.6 и хорошо выраженной пятнистостью распределения по горным массивам.

C) Виды, имеющие как высокую, так и низкую степень соответствия коэффициентов коллигации, частоту присутствия в фитоценозах преимущественно от 0.6 до 0.8 и невысокую степень пятнистости 2-го типа.

На рис. 2 показано распределение на поле графика видов, имеющих значение $K_1 > 0.3$. Как видно, они распределены по выделенным ранее группам неравномерно и концентрируются в группах *A* и *B*.

Представляя результаты анализа, следует также отметить, что, хотя распределение частоты присутствия каждого вида по ступеням каждого из анализируемых факторов имело свои особенности, ни для одного вида и ни на одной ступени фактора это присутствие не было равно нулю. Это может свидетельствовать о пригодности по крайней мере подавляющего большинства обследованных местообитаний для произрастания всех анализируемых видов.

Обсуждение

Таким образом, основным итогом проведенного анализа можно считать выделение 3 групп видов. Виды группы *A* с $K_1 > 0.3$ (составляют 32% от общего числа анализируемых видов) характеризуются пятнистым распределением преимущественно 1-го типа. Основной причиной незаселенности данными видами того или иного участка можно считать слабое соответствие среды обитания их потребностям и, следовательно, высокую вероятность их локального вымирания.

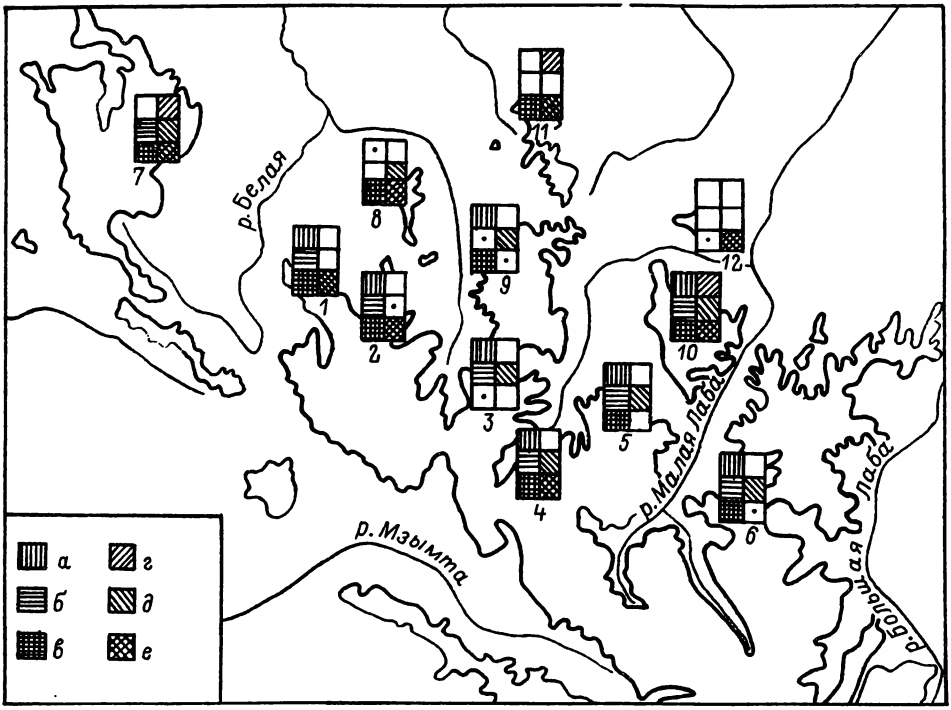


Рис. 3. Распределение 6 альпийских видов растений по высокогорным массивам бассейнов рек Белая, Малая Лаба, Большая Лаба.

Виды: *а — Eremogone lychnidea, б — Potentilla gelida, в — Seseli alpinum, г — Trifolium polyphyllum, д — Oxytropis kubanensis, е — Chamaesciadium acaule.* Точкой обозначено местонахождение видов по литературным данным и гербарным материалам. Пустой квадрат означает отсутствие соответствующего вида. Высокогорные массивы: *1* — гора Абаго, *2* — гора Тыбга, *3* — хр. Аспидный, *4* — гора Мраморная, *5* — гора Алоус, *6* — гора Юха—хр. Луганский (Главный хр.), *7* — плато Лагонаки, *8* — гора Пшекиш, *9* — хр. Солонцовый—гора Большой Бамбак, *10* — массив Трю-Ятыргварта (Боковой хр.), *11* — гора Большой Тхач, *12* — хр. Малый Бамбак (Передовой хр.).

Виды наименьшей по численности группы *В* (18%) имеют значения $K_1 > 0.3$ и отчетливо выраженную пятнистость преимущественно 2-го типа. Отсутствие их во многих фитоценозах, приуроченных к определенным горным массивам, является результатом не локальных, а региональных процессов, а о том, каких именно процессов, мы можем высказать лишь некоторые предположения.

На рис. 3 представлена схема распределения 6 видов группы *В* по горным массивам бассейнов рек Белая, Малая и Большая Лаба. Анализ схемы позволяет заключить, что степень заселенности массивов почти не зависит от их величины и степени изолированности (за исключением, пожалуй, хр. Малый Бамбак), а распределение каждого вида весьма индивидуально, но не случайно. Так, *Eremogone lychnidea* и *Potentilla gelida* отсутствуют преимущественно в северной части района исследования на массивах Бокового и Передового хребтов (это северо-западная оконечность высокогорной зоны Кавказа), *Oxytropis kubanensis* — на Передовом хр. и ряде массивов Главного хр., *Seseli alpinum* и *Chamaesciadium acaule* — в центральной части этого района. Наибольший интерес представляет распределение *Trifolium polyphyllum.* В бассейнах рек Теберда (по: Онипченко и др., 1987) и Большой Зеленчук этот вид распространен как на силикатных, так и на карбонатных породах, причем на силикатных он способен достигать высокого обилия. В то же время в бассейнах рек Белая и Малая Лаба он встречается только на 3 горных массивах, сложенных карбонатными породами (плато Лагонаки, гора Большой Тхач и массив Трю-Ятыргварта). Отметим также, что *Potentilla gelida* является палеарктическим (или арктомонтанным) видом, связанным с крупными горными цепями Палеарктики. Другие 5 видов являются автохтонными образованиями, а 3 из них (*Eremogone lychnidea*, *Oxytropis kubanensis* и *Trifolium polyphyllum*) относятся к эндемикам Кавказа, наибольшее число которых сосредоточено в центральной его части и убывает по направлению к периферии (Гроссгейм, 1936).

Сопоставление изложенных выше фактов позволяет предположить, что основная причина незаселенности ряда массивов по крайней мере 4 из этих 6 видов заключается в том, что, являясь иммигрантами из более центральных или даже восточных районов Кавказа, они не успели распространиться по территории Западного Кавказа и занять бо́льшую часть пригодных для них местообитаний. Это предположение согласуется с представлениями А. А. Гроссгейма (1936) о незавершенности процесса расселения многих кавказских видов, А. И. Толмачева (1974) о критериях выделения подобных видов, а также P. Vogler и A. Kerner (по: Вульф, 1933) о преимущественно постепенном, от склона к склону, распространении растений в горных районах. Что касается *Seseli alpinum* и *Chamaesciadium acaule*, то их отсутствие на центральных массивах района может быть вторичным явлением.

Анализируя виды группы *B*, необходимо остановиться еще на одном моменте. Дело в том, что отсутствие вида в нескольких обследованных фитоценозах, расположенных на каком-либо горном массиве, может быть результатом не только его отсутствия на этом массиве, но также и недоучета вследствие сверхнизкой плотности его популяции, о чем свидетельствуют гербарные материалы Кавказского заповедника и некоторые литературные источники (Введенский, 1959; Альпер, 1960; Алтухов, 1967), позволившие получить дополнительные данные о распространении альпийских видов (рис. 3). Однако это не может существенно сказаться на результатах исследования, так как причины обоих явлений (отсутствия видов и сверхнизкой плотности популяций видов) идентичны. Так, например, если частота заноса диаспор вида на какой-либо горный массив ниже некоторой критической величины, то равновероятны варианты как полного отсутствия этого вида, так и присутствия нескольких его индивидуумов или микропопуляций, расположенных на значительном расстоянии друг от друга и не способных положить начало реальному заселению территории. Не в последнюю очередь это связано с низкой всхожестью семян альпийских видов, большой поедаемостью их фитофагами (Онипченко, 1987) и характерной для луговых сообществ почти полной гибелью всходов (Раменский, 1924).

Природа видов группы *C* становится понятной после сравнения рис. 1 и 2. За редким исключением, это виды, имеющие значения $K_1 < 0.3$, как собственно и значительная часть видов группы *A*. Плотность популяций видов группы *C* регулируется, скорее всего, другими, не рассматриваемыми нами факторами среды, хотя возможны и иные правдоподобные объяснения. Так, большинство из этих видов имеют частоту присутствия в фитоценозах, равную или бо́льшую 60%. По теории иерархического строения сообществ (Kolasa, 1989) они могут быть отнесены к «генералистам», т. е. к видам, индифферентным к тонким экологическим различиям между местообитаниями и широко распространенным в регионе. Если это так, то их присутствие—отсутствие на некоторых участках должно определяться факторами преимущественно 1-й группы.

Как видно из рис. 1, многие виды групп *A* и *C* характеризуются также слабо выраженным пятнистым распределением 2-го типа, т. е. отсутствуют на 1—2 горных массивах. Скорее всего, это не связано с расположением или другими характерными особенностями данных массивов, а является результатом простой случайности. Если допустить, что обследованные фитоценозы, расположенные на различных горных массивах, в среднем равны по своим свойствам относительно какого-то вида (т. е. характеризуются равными вероятностями его иммиграции и локального выпадения), то вероятность встречи этого вида на каждом из них будет определяться лишь его распространением в регионе (R_2) и числом обследованных на этих массивах фитоценозов. При этом доля не заселенных видом массивов должна примерно соответствовать вероятности отсутствия вида одновременно на всех горных массивах ($P(M)$), что можно легко проверить. В соответствии с формулой полной вероятности (Гнеденко, Хинчин, 1982)

$$P(M) = P(M_2)\,P_{M_2}(M) + P(M_3)\,P_{M_3}(M) + P(M_4)\,P_{M_4}(M) + \\ + P(M_8)\,P_{M_8}(M),$$

где $P(M_2)$, $P(M_3)$, $P(M_4)$ и $P(M_8)$ — доля горных массивов, на которых обследованы 2, 3, 4 и 8 фитоценозов соответственно, а $P_{M_2}(M)$, ..., $P_{M_8}(M)$ — вероятность отсутствия вида на горных массивах с разным числом обследованных фитоценозов.

В свою очередь

$$P_{M_2}(M), \ldots, P_{M_8}(M) = (1-R_2)^n,$$

где R_2 — доля заселенных видом i фитоценозов, а n — число обследованных фитоценозов на горном массиве.

Кривая соотношения значений $P(M)$ и R_2, соответствующая случайному распределению видов, представлена на рис. 4. Расположение значений ($1-R_3$) по отношению к этой кривой в целом подтверждает наше предположение для большинства видов групп A и C.

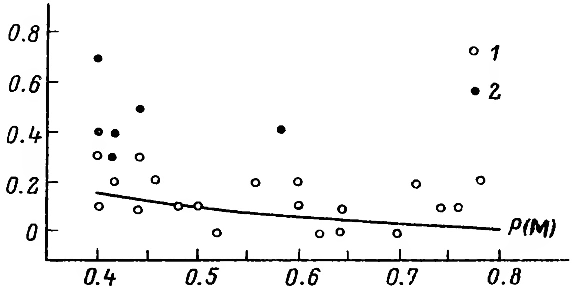


Рис. 4. Соотношение долей заселенных видами фитоценозов (R_2) и долей не заселенных ими горных массивов ($1-R_3$).

$P(M)$ — вероятность отсутствия видов на всех горных массивах. По оси абсцисс — R_2; по оси ординат — ($1-R_3$). Группы видов: *1* — *A*, *C*; *2* — *B*.

Заключение

По тому, как распределены в регионе участки (местообитания, фитоценозы), пригодные для произрастания вида, но не заселенные им, можно выделить 2 типа пятнистости: 1) незаселенные участки имеют случайное распределение и чередуются с заселенными участками; 2) незаселенные участки распределены неравномерно и образуют компактные группы, приуроченные к определенным горным массивам.

В свою очередь факторы, определяющие вероятность заселенности видами любого участка или в целом горных массивов, могут быть объединены в 2 группы: 1) факторы, определяющие вероятность (частоту) исходного или повторного заноса их диаспор на эти участки; 2) факторы, определяющие вероятность выпадения видов. Причем если иммиграция видов является результатом региональных процессов, то их выпадение — как региональных, так и локальных процессов.

Соотношение роли локальных и региональных процессов в возникновении пятнистости распределения 1-го и 2-го типов различное. Пятнистость 1-го типа характерна для большинства альпийских видов. Основной причиной незаселенности ими того или иного участка является слабое соответствие среды обитания их потребностям и, следовательно, высокая вероятность их локального выпадения. Доля альпийских видов, отсутствующих на значительном числе массивов, относительно невелика. Особенности их распределения связаны, скорее всего, с незавершенностью заселения ими Западного Кавказа, т. е. преимущественно с региональными процессами. Несмотря на сильную расчлененность рельефа исследуемого района, масштаб различий в степени изолированности как отдельных фитоценозов, так и высокогорных массивов в целом в большинстве случаев недостаточен, чтобы стать реальным фактором, определяющим различие в частоте заноса на них диаспор растений. В целом же вопрос о конкретных причинах ярко выраженного пятнистого распределения альпийских видов остается пока открытым.

Автор выражает благодарность Т. В. Акатовой за помощь в сборе и обработке полевого материала и Р. Б. Ескину за составление программ и помощь в проведении статистических расчетов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акатов В. В., Акатова Т. В. Применимость метода стандартов для оценки воздействия антропогенных факторов на состояние популяций растений // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 103—112. — *Алтухов М. Д.* Очерк высокогорной растительности известнякового массива Трю-Ятыргварта // Тр. Кавказского гос. заповедника. 1967. Вып. 9. С. 3—59. — *Альпер В. Н.* Краткий очерк флоры и растительности известнякового массива Фишта и Оштена // Тр. Кавказского гос. заповедника. 1960. Вып. 6. С. 3—57. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — *Василевич В. И.* Доминанты в растительном покрове // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 12. С. 1674—1682. — *Введенский Н. П.* Растительность пастбищного массива горы Большой Бамбак и ее кормовое значение // Тр. Кавказского гос. заповедника. 1939. Вып. 2. С. 163—287. — *Вульф Е. В.* Введение в историческую географию растений. М.; Л., 1933. 415 с. — *Гилпин Е. М.* Пространственная структура и жизнеспособность популяций // Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты: пер. с англ. М.: Мир, 1989. С. 158—172. — *Гнеденко Б. В., Хинчин А.Я.* Элементарное введение в теорию вероятностей. М.: Наука, 1982. 160 с. — *Гроссгейм А. А.* Анализ флоры Кавказа. Баку, 1936. 257 с. — *Даймонд Д. М.* Пятнистое распределение тропических птиц // Биология охраны природы: пер. с англ. М.: Мир, 1983. С. 78—97. — *Ипатов В. С.* О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1966. Вып. 3. С. 56—62. — *Нешатаев Ю. Н.* Методы анализа геоботанических материалов. Л.: Изд-во ЛГУ, 1987. 192 с. — *Онипченко В. Г.* Состав, структура и продуктивность фитоценозов // Биогеоценозы альпийских пустошей. М.: Наука, 1987. С. 19—35. — *Онипченко В. Г., Минаева Т. Ю., Работнова М. В.* К синтаксономии альпийских сообществ Тебердинского заповедника. Деп. ВИНИТИ АН СССР. М., 1987. № 1675-87. — *Панов В. Д.* Главный, Боковой и Водораздельный хребты Большого Кавказа // Изв. ВГО. 1979. Т. III. № 5. С. 438—442. — *Панов В. Д., Ефремов Ю. В., Саражин В. И.* Хребты Западного Кавказа и их влияние на изменчивость некоторых элементов климата // Сб. работ Ростовской ГМО. 1980. Вып. 17. С. 74—87. — *Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова // Вестн. опытн. дела. Воронеж, 1924. С. 37—73. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. — *Шифферс Е. В.* Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 400 с. — *Collins S. L., Glenn S. M.* A hierarchical analysis of species abundance patterns in grassland vegetation // Amer. Nat. 1990. Vol. 135. N 5. P. 633—647. — *Gotelli N. J., Simberloff D.* The distribution and abundance of tallgrass prairie plants: a test of the core-satellite hypothesis // Amer. Nat. 1987. Vol. 130. N 1. P. 18—35. — *Hanski I.* Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis // Oikos. 1982. Vol. 38. P. 210—221. — *Hengeveld R., Haeck J.* The distribution of abundance. II. Models and implications // Proc. K. Ned. Acad. Wet. Ser. C. Biol. Med. Sci. 1981. Vol. 84. P. 257—284. — *Kolasa J.* Ecological systems in hierarchical perspective: breaks in community structure and other consequences // Ecology. 1989. Vol. 70. P. 235—241. — *Levins R.* Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // Bull. Entomol. Soc. Am. 1969. Vol. 15. P. 237—240. — *MacArthur R. H., Wilson E. O.* An equilibrium theory of insular zoogeography // Evolution.

1963. Vol. 17. N 4. P. 373—387. — *MacArthur R. H., Wilson E. O.* The theory of island biogeography. Princeton: Univ. Press, 1967. 203 p. — *Pickett S. T. A., Thompson J. N.* Patch dynamics and the design of nature reserves // Biol. Conserv. 1978. Vol. 13. P. 27—37. — *Ricklefs R. E.* Community diversity: relative roles of local and regional processes // Science. 1987. Vol. 235. P. 167—171.

Кавказский биосферный заповедник
Майкоп

Получено 8 II 1993

SUMMARY

Depending on the pattern of the spatial distribution of sites, fited for growing but unoccupied appointed species, two types of heterogeneity may be distinguished: 1) unoccupied sites are characterized by chauce and even distribution; 2) unoccupied sites have uneven distribution and concentrate in certain mountain massif. The presence or absence of the species on any site or massif is a result of equilibrium between its immigration and extinction. The species immigration is determined by regional processes and the species extinnction — by both as regional and local processes. The correlation between the role of regional and local processes in forming of both types of heterogeneity is determined by special test.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.538—14 + 582.538—142
© 1993

А. Г. Лапиров, Б. А. Трусов

ОНТОГЕНЕЗ *BUTOMUS UMBELLATUS* (*BUTOMACEAE*). РАЗВИТИЕ ИЗ СЕМЯН В ПЕРВЫЙ ГОД ЖИЗНИ

A. G. LAPIROV, B. A. TRUSOV. ONTOGENESIS OF *BUTOMUS UMBELLATUS* (*BUTOMACEAE*). THE DEVELOPMENT OF THE SEEDS IN FIRST YEAR

Наблюдения развития *Butomus umbellatus* из семян в течение первого года жизни в лабораторных и прудовых условиях позволили выделить латентный и виргинильный периоды. В виргинильном периоде описаны стадии проростков, ювенильных, имматурных и молодых вегетативных растений. При переходе из одного возрастного состояния в другое отмечены важные морфобиологические перестройки: смена ортотропной формы роста (проростки, ювенильные растения) на плагиотропную (имматурные, молодые вегетативные растения), радиального типа симметрии — на дорсивентральный. Зимуют растения в молодом вегетативном состоянии.

Сусак зонтичный *Butomus umbellatus* L. — многолетнее травянистое растение, широко распространенное в водоемах Европы и внетропических областей Азии. Отсюда он был занесен в Северную Америку, где вполне натурализовался на юго-востоке Канады и северо-востоке США (Stuckey, 1968; Cook et al., 1974; Цвелев, 1982). Благодаря широкой экологической амплитуде он произрастает как в пресных, так и в солоноватых водоемах, в озерах и реках (Смиренский, 1952; Лисицына, 1979). Этот вид считается пионером зарастания мелководий водохранилищ, быстро расселяющимся на свободных от растительности участках (Экзерцев, 1966; Зеров, 1976), одним из самых волноустойчивых видов (Потапов, 1962). Растет на глубинах от 0 до 160 см (оптимальных — от 40 до 60 см), предпочитает илистые или песчаные грунты (Экзерцев, 1966; Лисицына, 1979). В пределах ареала фитоценотическая роль *B. umbellatus* различна. В одних случаях он является доминантом и образует чистые заросли, в других — входит в состав прибрежных растительных группировок в виде отдельных куртин. Своеобразие морфологического строения вегетативных и генеративных органов *B. umbellatus* было показано в работах зарубежных исследователей (Charlton, Ahmed, 1973; Wilder, 1974; Liev, 1979; Hroudova, 1989). Вызывает интерес наличие у сусака подверхушечного апекса (subterminal apex; Wilder, 1974; Liev, 1979): при раздвоении апикальной меристемы корневища та часть, которая продолжает его рост, расположена впереди (и несколько ниже) той, которая формирует соцветие. Кроме того, следует обратить внимание на пространственные ориентацию и специализацию боковых почек, а также на обнаруженное у этого вида явление вивипарии (Lohammar, 1954). Надо отметить, что некоторые позиции до сих пор остаются спорными (например, моноподиальное или симподиальное нарастание корневища), поэтому необходимы дальнейшие исследования.

B. umbellatus интересен с точки зрения практического применения. Толстые, богатые крахмалом корневища сусака съедобны в печеном виде, а из листьев можно делать маты, циновки и другие плетеные изделия; семена и корневища используются в Западной Европе в качестве народного лекарственного средства (Драверт, 1917; Цвелев, 1982); по своим высоким кормовым качествам он пригоден для сельскохозяйственных животных (Смиренский, 1952). Сусак также культивируется как декоративное растение (Cook et al., 1974; Манохина, 1984). Все это свидетельствует о том, что необходимо пристально изучать различные аспекты биологии *B. umbellatus*.

Настоящая работа является частью исследования онтогенеза сусака зонтичного, в ней освещены вопросы его развития из семени за первый год жизни. Сведения по данной теме в литературе отсутствуют, лишь отдельные моменты отражены в работах S. Liev (1979) и Б. А. Трусова (1990).

Онтогенез понимается нами как ряд последовательно сменяющих друг друга возрастных состояний, возникающих при развитии растения из семени. Основной критерий для выделения особи — морфологическая и функциональная целостность (Смирнова, 1976).

Материал и методика

На водохранилище чрезвычайно сложно обнаружить особи семенного происхождения и тщательно проследить за их развитием, поэтому наблюдения проводились на материале, выращенном в экспериментальном пруду, где были созданы условия, близкие к естественным.

Семена *B. umbellatus* были собраны в конце июля 1989 г. на мелководье Рыбинского водохранилища и до конца апреля 1990 г. хранились в лабораторных условиях, после чего стратифицировались в течение 1 мес в холодильнике при температуре +4 °С. В конце мая 1990 г. семена были рассыпаны по грунту (заиленный суглинок) экспериментального пруда, имеющего три каскадных уровня с перепадом высот 20 см. Слой воды 20 см поддерживался постоянно. Контрольная часть семян была посеяна в кристаллизаторы диаметром 30 см, установленные на дне этих уровней. Грунт для кристаллизаторов взят с днища уровней.

Для проведения морфологического анализа еженедельно до конца октября отбирали 7—10 особей. Растения аккуратно извлекали из грунта (до конца сентября 1990 г. — из кристаллизатора, в октябре — из пруда), тщательно отмывали и фиксировали в 70%-м спирте. Описание онтогенеза проводили по схеме возрастной периодизации Т. А. Работнова (1950) с некоторыми дополнениями (Уранов, 1975; Смирнова, 1976). Термин «емкость почки» мы берем в понимании Т. И. Серебряковой (1971 : 110) как число листовых зачатков всех возрастов, заключенных в почке от 1-го видимого примордия до вполне сформированного растущего листа.

Онтогенез

Латентный период

Семена *B. umbellatus* созревают в конце июля или в конце августа. В конце августа под влиянием дождей большая часть соцветий у основания разрушается, опадает на почву или в воду.

Семена сусака короткоцилиндрические, мелкие (1.8—2.0 мм дл. и 0.5 мм шир.), с ребрами, тянущимися вдоль семени. В одном из ребер проходит семенной шов. Поверхность семян тонкозернистая, светло-коричневая. Зародыш прямой, занимает всю полость семени. Эндосперм представлен тонким слоем облитерированных клеток с толстыми клеточными стенками (Меликян, 1985; Тахтаджян, 1987). По нашим наблюдениям (Лукина и др., 1993), свежие семена (сбор 1992 г.) после 3 мес хранения в лаборатории имели всхожесть 76.6%. После 1 года хранения (сбор 1991 г.) всхожесть сухих семян составила 66.6%, после 2 лет (сбор 1990 г.) — 84.5%. По данным Ионкерской лаборатории (Barton, 1964, цит. по: Манохина, 1984), после 3.5 лет хранения всхожесть составила 26%, а после 7.5 лет — 9%. Эти данные свидетельствуют о том, что, очевидно, после 3 (3.5) лет сухого хранения всхожесть семян сусака резко снижается. Значительно возрастает всхожесть семян этого вида после хранения их в холодильнике. Так, у свежих сухих семян (сбор 1992 г.) она составила 95—96%. После 1 года хранения в холодильнике (сбор 1991 г.) сухие семена имели всхожесть 81—90%, а семена, содержащиеся в воде, — 89—100%. Ранее на эффективность стратификации семян *B. umbellatus* при низких положительных температурах (от 1 до 10 °С, хранение в течение 1—2 мес) указывал В. Крокер (1950). Трусов (1990) отмечает три пика увеличения числа проросших семян, хранившихся в воде в холодильнике: после 20 сут хранения проросло в среднем 30%, после 40 — 61, после 70 — 42%. При содержании семян в холодильнике в воде в течение 1 года (сбор 1991 г.) отмечена интересная особенность: небольшая часть их начала прорастать через 4 мес (в январе 1992 г.), а через 1 год (ноябрь 1992 г.) проросло 5—6%. Это указывает на низкие температурные требования отдельных фракций семян сусака в период вынужденного покоя. Такой механизм, по-видимому, дает возможность части популяций начинать развитие ранней весной сразу после освобождения водоемов ото льда. Продолжительность латентного периода 35 дней, включая и время прорастания семян.

Виргинильный период

Проростки. В этом возрастном состоянии растение пребывает около 40 дней.

По нашим наблюдениям, прорастание у *B. umbellatus* надземное, что согласуется с данными R. Dalhgren и H. Clifford (1982). Оно свойственно также большинству водных однодольных (Boyd, 1932; Васильченко, 1936; Kaul, 1978).

На ранних этапах развития проростка зародыш дифференцирован и имеет цилиндрическую форму, слегка суженную к апикальному концу. У него четко просматривается утолщенная базальная часть гипокотиля, за счет разрастания которой происходит разрыв семенной кожуры в зоне микропилярного отверстия. Посередине базальной части находится зачаток первичного корешка в виде бугорка 0.4 мм дл. (рис. 1, *1*, *2*). В момент прорастания семядоля сильно увеличивается в размерах, все больше выдвигается из оболочки семени и прогибается в виде арки. Семядоля имеет хорошо выраженное влагалище (рис. 1, *3*, *4*), внутри которого находится уже дифференцированная почка. На утолщенном базальном конце гипокотиля заметен венец волосков, встречающийся и у других водных растений (Васильченко, 1938; Серебряков, 1952). Волоски служат для укрепления проростка в грунте и адсорбции питательных веществ (Klebs, 1885, цит. по: Васильченко, 1936; Goebel, 1889, цит. по: Манохина, 1984). У ряда проростков почти вся семядоля или ее верхушка в течение недели остается внутри оболочки семени. На 2—3-й день семядоля зеленеет, что характерно для проростков водных растений и видов сырых местообитаний (Хохряков, 1975); у этих растений семядоля является и фотосинтезирующим органом. В процессе дальнейшего развития семядоля значительно увеличивается в размерах (ср. дл. 7.9 ± 0.87 мм, максимальная — 17 мм), гипокотиль остается укороченным (ср. дл. 0.73 ± 0.04 мм). Развиваются 2 зеленых ассимилирующих листа: 1-й достигает 30 мм дл. (ср. дл. 10.34 ± 1.96), 2-й — 20 мм дл. (ср. дл. 3.58 ± 1.33 мм). Емкость верхушечной почки растущего побега I порядка увеличивается от 1(2) листовых зачатков в начальный период до 3(4) на 19(20)-й день развития и в течение последующих 2 недель не меняется. Первичный (главный) корень растет, достигая максимальной длины — 29 мм, и уже на 14-й день имеет петлеобразные изгибы, что, по-видимому, служит для частичного втягивания гипокотиля в

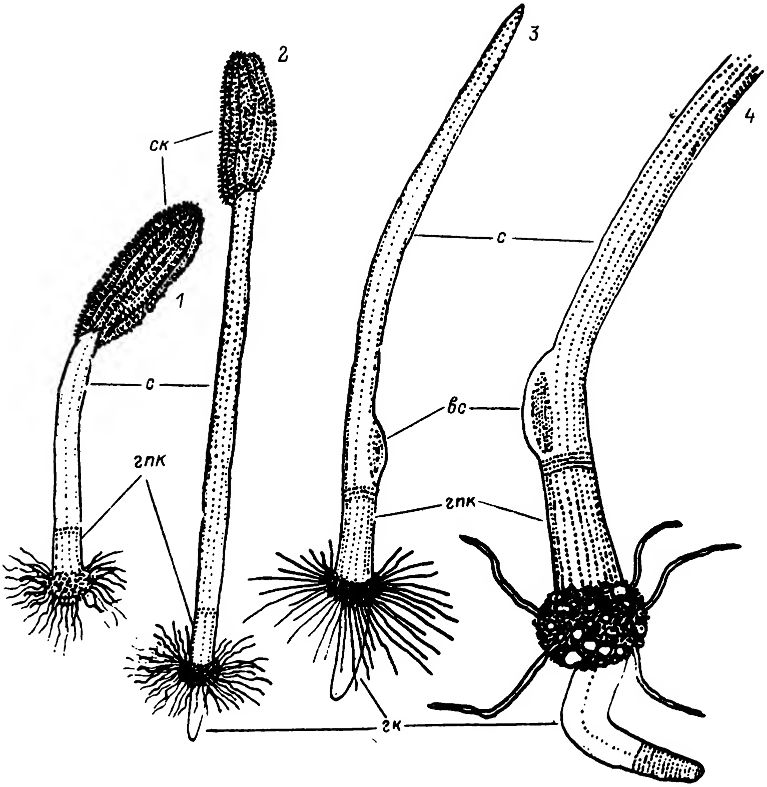


Рис. 1. Ранние этапы развития проростка.

вс — влагалище семядоли, *гк* — главный корень, *гпк* — гипокотиль, *с* — семядоля, *ск* — семенная кожура. Объяснение *1—4* в тексте.

грунт (рис. 2, *1*). В этот период на главном корне хорошо заметны волоски, что не согласуется с мнением ряда авторов (Любименко, 1924; Серебряков, 1952; Воронин, 1956; Михайловская, 1981), отмечавших, что корни сусака не способны образовывать волоски либо их образование подавлено. По-видимому, речь шла о корнях взрослых растений, которые действительно не образуют корневых волосков. Кроме того, на 14-й день у основания семядоли нами отмечено начало образования 1-го придаточного корня, а на 19-й день — 2-го придаточного корня у основания 1-го зеленого листа (рис. 2, *1*, *2*). В процессе развития проростка наблюдается интенсивный рост придаточных корней; 1-й из них уже на 30-й день становится длиннее главного корня и достигает 40—43 мм дл., 2-й корень в это время — от 19 до 23(30) мм дл. (рис. 2, *3*). Эти корни также имеют петлеобразные изгибы (как и главный корень) и обладают контрактильной способностью. На 30—37-й день развития проростка в верхушечной почке хорошо заметны 3-й и 4-й зеленые листья, но появляются они гораздо позже. У единичных экземпляров 3-й и 4-й придаточные корни развиты в виде валиков. На главном побеге проростка эпикотиль и следующие за ним междоузлия укороченные, т. е. побег I порядка розеточный. Нарастает он ортотропно и несет только листья срединной формации. На ранних, крайне ответственных для выживания этапах такая форма роста очень важна, поскольку, как отмечает М. В. Марков (1992), это позволяет расходовать образующиеся ассимиляты прежде всего на создание

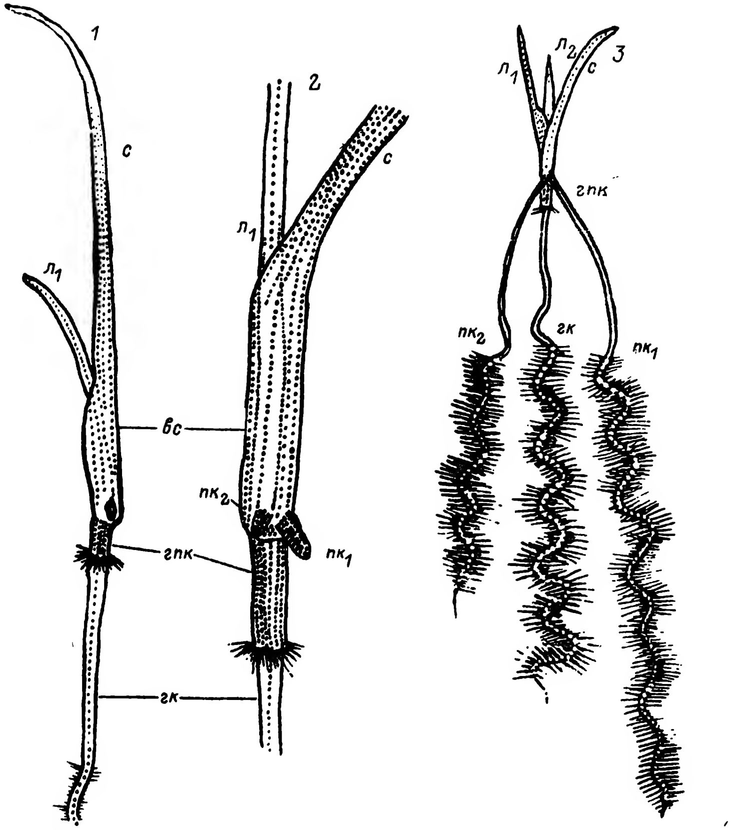


Рис. 2. Формирование зеленых листьев и придаточных корней проростка.

$л_1$, $л_2$ — 1-й и 2-й зеленые листья, *$пк_1$, $пк_2$* — 1-й и 2-й придаточные корни. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Объяснения *1—3* в тексте.

листьев и в меньшей степени — на формирование стебля как вспомогательной структуры.

Ювенильные растения. Продолжительность этого возрастного состояния 30 дней. Семядоля, гипокотиль и главный корень отмирают. У единичных экземпляров небольшой участок гипокотиля может сохраняться и дольше. Число развернувшихся зеленых листьев увеличивается до 4 (у отдельных растений — до 6), они имеют хорошо развитые влагалища (рис. 3, *1*). Возрастают также число придаточных корней (в среднем до 11.38 ± 0.92), а также их максимальная длина (53.18 ± 2.71 мм). Часть их (1(3)—4) примерно в 2 раза длиннее остальных, они более толстые и мощные, первыми образуют корешки II порядка (1—10 мм дл.), имеют петлеобразные изгибы и поперечные морщины в базальной части, что свидетельствует об их контрактильном характере. Остальные придаточные корни тонкие. Все они имеют корневые волоски.

На этом этапе развития базальная часть главного побега (3—4 междоузлия) утолщается, паренхиматизируется; образуется подобие клубнелуковицы (как у гладиолуса или шафрана) (рис. 3, *2*). Влагалища 3 первых ассимилирующих листьев играют роль защитных чешуй, покрывающих клубень и защищающих верхушечную почку (почку возобновления) от неблагоприятных условий. Клубень имеет шаровидную форму (1.5 мм в диам.) и слегка сплюснут сверху. Почка возобновления расположена на верхушке в центре клубня.

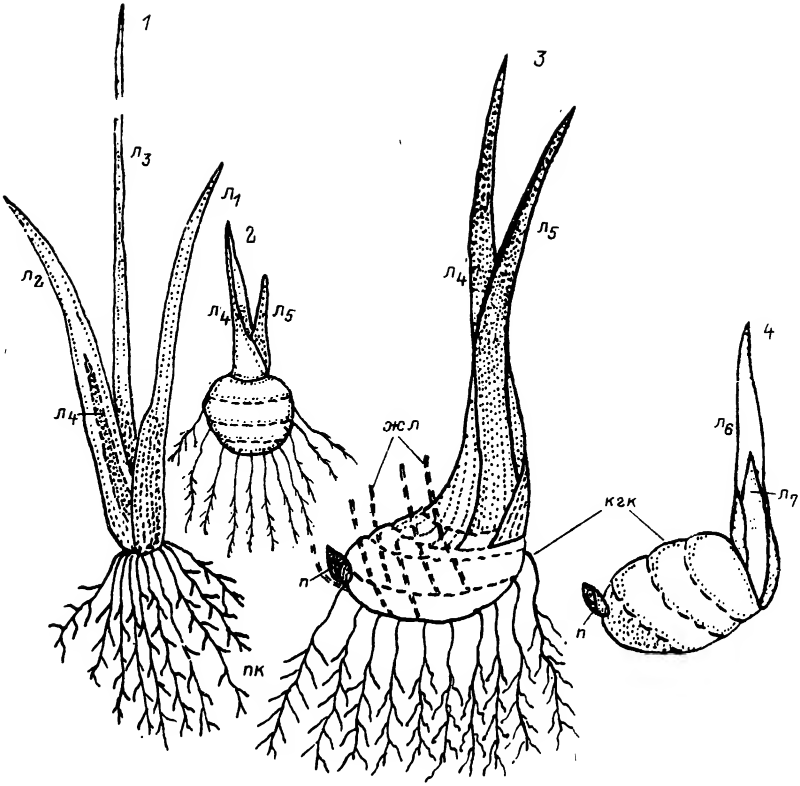


Рис. 3. Ювенильные и имматурные растения.

л$_1$—л$_7$ — 1—7-й зеленые листья, жл — жилки отмерших листьев (л$_1$—л$_3$), кгк — клубневидное горизонтальное корневище (зеленые листья и придаточные корни удалены), п — почка в пазухе 1-го зеленого листа. 1 — внешний вид ювенильного растения; 2 — утолщение базальной части главного побега (подобие клубнелуковицы, л$_1$—л$_3$ удалены); 3, 4 — внешний вид имматурного растения. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2.

Сохраняются ортотропный рост побега I порядка и его розеточный характер. Емкость верхушечной почки 4—5(6) листовых зачатков. Пластинки 1-го и 2-го зеленых листьев перегнивают, остаются лишь жилки.

Имматурные растения. Продолжительность этого возрастного состояния 36—60 дней. За это время увеличивается в 2 раза число придаточных корней (в среднем до 21.68 ± 0.18), возрастает их длина (ср. дл. 82.35 ± 2.71 мм). Среди них четко различаются 7—10 толстых длинных корней, имеющих поперечные морщины в базальной части и петлеобразные изгибы (от 50 до 95 мм дл.), 12—13 тонких и более коротких корней (от 40 до 45 мм дл.). Последние образуют корни II порядка. Число развернувшихся зеленых листьев увеличивается до 5—6 (у единичных экземпляров — до 7—8). Влагалища зеленых листьев, обертывая друг друга и полностью закрывая клубень, образуют так называемый «ложный стебель», как у *Colchicum speciosum* Stev. (Шорина, Смирнова, 1976 : 173). Кроме того, у растений этой возрастной группы происходит «рост усиления» (термин Troll, 1937—1939, 1954, 1959, цит. по: Серебрякова, 1971 : 134), приводящий к закономерному увеличению диаметра оси клубня, в результате чего происходит сдвиг верхушечной почки в сторону. Ортотропный рост сменяется на плагиотропный, а радиальная симметрия — на дорсивентральную. В процессе этого базальная часть растения приобретает вид небольшого клубневидного горизонтального корневища, достигающего 3.0—3.8 мм дл. и 2.0—3.1 мм толщ.

(рис. 3, *3*, *4*), оно напоминает корневищное образование у *Arum maculatum* L. (Артюшенко, 1970). На верхушке этого образования видна хорошо развитая почка возобновления емкостью 6—7(8) листовых зачатков.

На этом этапе четко выделяются апикальная и базальная части побега (то, что у Liev (1979 : 2363) названо anterior-posterior orientation of the axis), а также двурядное листорасположение. Многочисленные придаточные корни так сильно прижимают клубнеобразное корневище к грунту, что нижняя сторона корневища заметно уплощается. Пластинки 3-го и 4-го зеленых листьев частично или полностью перегнивают. Кроме того, у наиболее сильных имматурных растений можно заметить почки в пазухах 1-го, 3-го и 5-го зеленых листьев, причем в пазухе 1-го зеленого листа (0.5—1.0 мм дл.) почка имеет емкость 5(6) листовых зачатков, скрытых под чешуевидным колпачковым листом. Она располагается на верхней (спинной) стороне в пазухе кроющего листа, но может быть сдвинута либо по оси ближе к середине междоузлия, либо на боковую (левую или правую) сторону.[1]

Почка в пазухе 3-го зеленого листа смещена, как правило, вправо на боковую сторону клубнеобразного корневища. Почка 0.5—0.6 мм дл., ее емкость от 4 до 6 листовых зачатков под покровом 2 листьев низовой формации (1-й — пленчатый чешуевидный, 2-й — колпачковый влагалищный). В пазухе 5-го зеленого листа почка 0.6—0.7 мм дл., ее емкость 3(4) листовых зачатка, которые прикрывает пленчатый чешуевидный лист. Одно имматурное растение может иметь 1—2 боковые почки.

Хотя мы обнаружили почки в пазухах только 3 зеленых листьев, анализ следующей возрастной группы (см. далее) показывает наличие хорошо развитых почек в пазухах первых 7 зеленых листьев. По-видимому, в имматурном возрастном состоянии возможно заложение боковых почек в пазухах 1—7-го листьев. Очевидно, их количество, ориентация на корневище и степень развития зависят от комплекса экологических условий, воздействующих на растение.

Таким образом, на имматурной стадии *B. umbellatus* начинает ветвиться за счет образования боковых пазушных почек.

Молодые вегетативные растения. Это завершающий этап первого года развития растений. В этом возрастном состоянии растения зимуют. Число развернувшихся листьев возрастает до 6—9. Количество придаточных корней увеличивается до 33, из них толстых — от 2 до 9, тонких — от 6 до 15. Возрастает в 2 раза емкость верхушечной почки, достигая 12(13)—14(15) листовых зачатков. Клубнеобразное корневище увеличивается в длину (до 27 мм дл.) и утолщается (до 5—7 мм толщ.).

Анализ растений этого периода развития, выращенных в пруду, а также обнаруженных на обсохшем мелководье Рыбинского водохранилища, показал, что количество боковых почек на корневище колеблется от 1 до 4. Причем у всех экземпляров почка обнаружена в пазухе 1-го зеленого листа. Расположена она, как правило, на левой боковой стороне корневища. Ее размеры и емкость выше (2—7 мм дл., емкость 6(8)—11 листовых зачатков), чем у подобной почки у имматурных растений (т. е. почка растет). Кроме того, обнаружены почки, сдвинутые на боковую сторону корневища (влево или вправо), находящиеся в пазухах 2—7-го зеленых листьев, имеющие от 1 до 5 мм дл. и емкость от 7 до 9 листовых зачатков (указанные характеристики значительно выше, чем у имматурных растений; ср. почки в пазухах 3-го и 5-го листьев). Следует также отметить, что степень развития этих почек различна: у большинства из них первые зеленые листья в той или иной степени пробивают чешуевидные листья. Однако имеются и такие растения, у которых происходит дальнейшее развитие почки: формирование плагиотропного участка корневища, несущего от 1 до 3 чешуевидных листьев и завершающегося почкой возобновления.

---

[1] Среди исследованных нами растений такого не встречалось, но при рассмотрении молодых вегетативных растений мы пришли к выводу, что подобное явление может наблюдаться.

В своей статье Liev (1979 : 2364) обращает внимание на то, что «самая молодая видимая почка находится в пазухе от 7-го до 10-го самого молодого листа» (the youngest visible bud is found in the axil of the 7th to 10th youngest leaf). Кроме того, он отмечает, что после образования 6—7 зеленых листьев развитие почек подавляется (development is inhibited after six to seven foliage leaves have been formed). К сожалению, из его описания не ясно, что это значит: либо почки в пазухах последующих листьев вообще не образуются, либо они имеются, но не развиваются.

Таким образом, в течение первого года развития *B. umbellatus* проходит четыре возрастных состояния — проростка, ювенильного, имматурного и молодого вегетативного растения. При этом в ювенильном возрастном состоянии в базальной части главного побега образуется структура, подобная клубнелуковице, которая затем превращается в клубневидное корневище. Происходит смена ортотропной формы роста (проросток, ювенильное растение) на плагиотропную (имматурное и молодое вегетативное растение), радиального типа симметрии — на дорсивентральный. Следует отметить, что в статье Liev (1979) приведен рисунок (рис. 8, *d*, *e*) молодых растений, выращенных из семян в стерильных условиях. Одно из растений (рис. 8, *d*) очень сходно с проростками, описанными нами. Второе (рис. 8, *e*), судя по наличию семядоли, также следует отнести к проросткам, однако количество и размеры листьев и придаточных корней свидетельствуют о том, что это — ювенильное растение. Что же касается наличия семядоли, то, по данным R. Kaul (1978), у культуральных растений семядоля сохраняется достаточно долго.

Анализируя свои результаты, Liev (1979) предполагает, что продольная ориентация (anterior-posterior orientation of the axis) оси растения проявляется, когда развиты 2—3 листа. Из наших наблюдений следует, что это происходит значительно позже и четко проявляется у имматурных растений.

В заключение выражаем искреннюю благодарность Н. И. Шориной (МПГУ им. В. И. Ленина) за ценные замечания и помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т. Амариллисовые СССР. Л.: Наука, 1970. 180 с. — *Васильченко И. Т.* О значении морфологии прорастания для систематики растений и истории их происхождения // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. Флора и систематика высших растений. 1936. Вып. 3. С. 7—66. — *Васильченко И. Т.* О значении морфологии прорастания // Сов. ботаника. 1938. № 3. С. 37. — *Воронин Н. С.* Об эволюции корней у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1956. Т. 41. Вып. 5. С. 47—58. — *Драверт П. Л.* О питательных свойствах корневища сусака (*Butomus umbellatus* L.) // Тр. Комиссии сырья Казанского комитета военно-технической помощи. Казань, 1917. Вып. 1. С. 94—100. — *Зеров К. К.* Формирование растительности и зарастание водохранилищ Днепровского каскада. Киев: Наукова думка, 1976. 140 с. — *Крокер В.* Рост растений. М.: ИЛ, 1950. 359 с. — *Лисицына Л. И.* Флора водоемов Верхнего Поволжья // Флора и растительность водоемов бассейна верхней Волги. Тр. Ин-та биологии внутренних вод АН СССР. Рыбинск, 1979. Вып. 42(45). С. 109—136. — *Лукина Г. А.*, *Лапиров А. Г.*, *Крылова Е. Г.* Прорастание семян сусака зонтичного // Тез. докл. Ульяновск, 1993. (Вторые научные чтения памяти Р. Е. Левиной. С. 22). — *Любименко В. Н.* Биология растений. Анализ приспособительной деятельности растений. Л.: Госиздат, 1924. 359 с. — *Манохина Р. П.* Интродукция декоративных прибрежно-водных растений в Центральном Таджикистане: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Душанбе, 1984. 21 с. — *Марков М. В.* Структура и популяционная биология малолетних растений центра Русской равнины: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1992. 35 с. — *Меликян А. П.* Семейство *Butomaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 1. Однодольные. Л.: Наука, 1985. С. 33—34. — *Михайловская И. С.* Корни и корневые системы растений. М.: Изд-во МГПИ им. В. И. Ленина, 1981. 136 с. — *Потапов А. А.* Зарастание мелководий водохранилищ европейской части

Союза ССР гидрофитами, их хозяйственное использование и санитарно-эпидемиологическое значение: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1962. 28 с. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—204. — *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с. — *Серебрякова Т. И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 358 с. — *Смиренский А. А.* Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах. М.: Гос. изд-во тех. и эконом. лит. по вопр. заготовок, 1952. 182 с. — *Смирнова О. В.* Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений разных биоморф // Ценопопуляции растений. (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 72—80. — *Смирнова О. В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 205 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Трусов Б. А.* К биологии *Butomus umbellatus* L. 1. Прорастание семян // Информ. бюл. Ин-та биологии внутренних вод АН СССР. Л., 1990. № 89. С. 26—29. — *Уранов А. А.* Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических процессов // Науч. докл. Высшей школы. Биол. науки. 1975. № 2(134). С. 7—35. — *Хохряков А. П.* Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука, 1975. 200 с. — *Цвелев Н. Н.* Семейство *Butomaceae* // Жизнь растений. Т. 6. Цветковые растения. М.: Просвещение, 1982. С. 9—10. — *Шорина Н. И.*, *Смирнова О. В.* Возрастные спектры ценопопуляций некоторых эфемероидов в связи с особенностями их онтогенеза // Ценопопуляции растений. (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 166—200. — *Экзерцев В. А.* Флора Иваньковского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1966. С. 104—142. — *Boyd L. D. Sc.* Monocotylous seedlings (morphological studies in the post-seminal development of the embrio) // Trans. Proc. Bot. Soc. Edinb. 1932. Vol. 31. P. 5—224. — *Charlton W. A.*, *Ahmed A.* Studies in the *Alismataceae.* IV. Developmental morphology of *Ranalisma humile* and comparisons with two members of the *Butomaceae—Hydrocleis nymphoides* and *Butomus umbellatus* // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51. N 15. P. 899—910. — *Cook C. D.*, *Gut B. J.*, *Rix E. M.*, *Schneller J.*, *Seitz M.* Water plants of the world. The Hague: Dr. W. Junk b. v., 1974. 561 p. — *Dahlgren R. M. T.*, *Clifford H. T.* The monocotyledons: a comparative study. London: Academ. Press, 1982. 584 p. — *Hroudova Z.* Growth of *Bitomus umbellatus* at a stable water level // Folia geobot. and phytotaxon. 1989. Vol. 24. N 4. P. 371—385. — *Kaul R. B.* Morphology of germination and establishment of aquatic seedlings in *Alismataceae* and *Hydrocharitaceae* // Aquat. Bot. 1978. Vol. 5. N 2. P. 139—147. — *Liev S. M.* Growth forms in *Alismatales.* II. Two rhizomatous species: *Sagittaria lancifolia* and *Butomus umbellatus* // Can. J. Bot. 1979. Vol. 57. N 21. P. 2353—2373. — *Lohammar G.* Bulbils in the inflorescences of *Butomus umbellatus* // Svensk. Bot. Tidskr. 1954. Bd 48. H. 2. S. 485—488. — *Stuckey R. L.* Distributional history of *Butomus umbellatus* in the Western Lake Erie and Lake St. Clair region // Mich. Bot. 1968. Vol. 7. P. 134—142. — *Wilder G. J.* Symmetry and development of *Butomus umbellatus* (*Butomaceae*) and *Limnocharis flava* (*Limnocharitaceae*) // Amer. J. Bot. 1974. Vol. 61. N 4. P. 379—394.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН
Пос. Борок, Ярославская обл.

Получено 2 III 1993

SUMMARY

This work is a part of the investigation of flowering rush ontogenesis and throw light upon its development from the seeds during the first year of its life. Observations under laboratory and pond culture condition allow to distinguish latent and virginal periods. Seedlings, juveniles, immatures and young vegetative plants are described in virginal period. During a transition from one age stage into another important morphobiological modification have been shown: the change of orthotropous form of growth (seedlings, juvenile plants) in plagiotropous form of growth (immature and young vegetative plants), radial type of simmetry in dorsiventral one. *Butomus umbellatus* L. acquires bilateral growth form during the development from juvenile to immature stage. The plants winter in young vegetative state.

УДК 582.29 (235.32) © Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 11

Ю. В. Котлов

РОЛЬ ЛИШАЙНИКОВ В СЛОЖЕНИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВЕРХНЕКОЛЫМСКОГО НАГОРЬЯ

Yu. V. KOTLOV. THE ROLE OF LICHENS IN VEGETATION COVER FORMATION OF THE UPPER KOLYMA HIGHLAND

В результате исследования лишайников Верхнеколымского нагорья было выяснено, что наибольшую роль в сложении растительного покрова играют *Alectoria ochroleuca, Cladina stellaris, Cetraria cucullata, C. laevigata, C. nivalis* и некоторые другие виды. Наибольшее число видов, активно осваивающих различные типы местообитаний, содержится в родах *Peltigera, Cladina, Cetraria, Stereocaulon* и *Cladonia.* Кроме того, по сравнению с лихенофлорой в целом в комплексе активных видов повышено относительное количество гипоарктомонтанных, мультирегиональных и кустистых лишайников, а также лишайников, обитающих на почве.

Роль лишайников в сложении растительного покрова горных районов северо-востока Сибири исключительно велика. Лишайники являются здесь доминантами и эдификаторами многих растительных сообществ и образуют наряду со мхами «сомкнутую напочвенную синузию» (Тихомиров, 1962). При изучении лихенофлоры Верхнеколымского нагорья, расположенного в южной части Магаданской области в верховьях р. Колымы, было выделено 11 экотопов (биотопов) — основных типов местообитаний лишайников: щебнистые осыпи и скалы, кустарничково-лишайниковые горные тундры, сырые и переувлажненные горные тундры, кустарниковые горные тундры, заросли кедрового стланика, лиственничные редколесья, заболоченные криволесья и болота, пойменные кустарниковые заросли, пойменные лиственничники, прирусловые тополево-чозениевые леса, остепненные склоны (Реутт, 1970; Пармузин, 1979; Докучаева, 1980, 1985; Антропова, Докучаева, 1989; Хохряков, 1989; Котлов, 1990). Для определения принадлежности видов лишайников к тому или иному эколого-ценотическому элементу в первую очередь принималась во внимание частота встречаемости вида в экотопе, которая, по-видимому, является «мерой преуспевания» вида в данных экологических условиях (Юрцев, 1968).

Щебнистые осыпи занимают верхние части горных склонов. Среди них часто встречаются останцы скал. Высокая подвижность осыпей препятствует поселению здесь высших сосудистых растений. Относительно жизнеспособны лишь накипные лишайники, главным образом виды рода *Rhizocarpon,* а также *Melanelia stygia* (L.) Essl., различные виды *Umbilicaria.* Изредка среди камней на скоплениях мелкозема встречаются куртинки кустистых лишайников, в основном *Cetraria cucullata* (Bell.) Ach. и *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo. В среднем проективное покрытие лишайников не превышает 20%. Сосудистые растения здесь образуют растительность куртинного типа. К щебнистым осыпям и скалам тяготеют 70 видов лишайников (например, *Allantoparmelia almquistii* (Vain.) Essl., *Arctoparmelia centrifuga* (L.) Hale, *Aspicilia cinerea* (L.) Koerb., *Buellia ectolechioides* (Vain.) Erichs., *Bryocaulon divergens* (Ach.) Kärnef., *Caloplaca arenaria* (Pers.) Müll. Arg., *Lasallia pensylvanica* (Hoffm.) Llano, *Lecanora behringii* Nyl., *L. caesiosulphurea* Vain., *L. crustacea* (Savicz) Zahlbr., *L. dispersa* (Pers.) Sommerf., *Pertusaria coriacea* (Th. Fr.) Th. Fr., *Rhizocarpon cinereovirens* (Müll. Arg.) Vain., *R. eupetraeoides* (Nyl.) Blomb ex Forss., *R. inarense* (Vain.) Vain., *Stereocaulon groenlandicum* (Dahl) Lamb и др.). Это в основном арктоальпийские (42 вида), голарктические (41), накипные (50) лишайники, связанные в своем распространении с каменистыми субстратами (62 вида).

Ниже по склонам появляются фрагменты горных тундр, которые становятся доминирующими сообществами на перевалах и сглаженных вершинах горных гряд. Кустарничково-лишайниковые горные тундры являются наиболее распространенным типом горных тундр на территории нагорья. Они занимают значительные площади на пологих привершинных частях склонов, широких перевалах, платообразных вершинах водоразделов. Эдификаторная роль лишайников здесь очень велика: их проективное покрытие достигает 80%. Лишайниковый покров образуют главным образом *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) Massal., дающий проективное покрытие около 40%, и в меньшей степени *Cladina stellaris* и виды рода *Cetraria*: *C. cucullata, C. laevigata* Rassad. и *C. nivalis* (L.) Ach. Помимо лишайников, здесь велика роль кустарничков, особенно семейства вересковых. Мхи представлены незначительно, главным образом в микропонижениях рельефа. К группе лишайников, наиболее часто встречающихся в кустарничково-лишайниковых горных тундрах, относятся 56 видов (например, *Asahinea chrysantha* (Tuck.) Culb. et C. Culb., *A. scholanderi* (Llano) Culb. et C. Culb., *Cetraria delisei* (Bory ex Schaer.) Nyl., *C. nigricascens* (Nyl.) Elenk., *Cladonia pseudostellata* Asah., *Lecidea lapicida* (Ach.) Ach., *L. tessellata* Flk., *Lecidella stigmatea* (Ach.) Hertel et Leuck., *Nephroma arcticum* (L.) Torss., *Rinodina turfacea* (Wahlenb.) Koerb., *Sphaerophorus fragilis* (L.) Pers., *Stereocaulon condensatum* Hoffm., *S. glareosum* (Savicz) H. Magn., *S. rivulorum* H. Magn., *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Ach. ex Schaer., *Umbilicaria arctica* (Ach.) Nyl., *U. muehlenbergii* (Ach.) Tuck. и др.). Это большей частью арктоальпийские (34 вида), голарктические (29) и мультирегиональные (21), накипные (32) лишайники, обитающие на почве (28) и камнях (27 видов).

Сырые и переувлажненные горные тундры в пределах гольцового пояса занимают понижения рельефа. Для этого типа местообитаний характерно застойное увлажнение за счет стока талых вод, значительного снежного покрова и плохого дренажа. Нижний ярус сырых и переувлажненных горных тундр сложен в основном сфагновыми мхами с участием зеленых мхов и различных видов осоки и пущицы. Проективное покрытие лишайников невелико — около 30%, и его в равной степени .образуют *Cladina stellaris, Cetraria cucullata, C. laevigata* и *C. nivalis*. К этому типу местообитаний тяготеют 15 видов лишайников: *Caloplaca jungermanniae* (Vahl) Th. Fr., *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr., *C. vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg., *Cetraria andrejevii* Oxn., *C. islandica* (L.) Ach., *Cladonia nipponica* Asah., *C. subfurcata* (Nyl.) Arn., *Dactylina arctica* (Richardson) Nyl., *D. madreporiformis* (Ach.) Tuck., *D. ramulosa* (Hook.) Tuck., *Masonhalea richardsonii* (Hook.) Kärnef., *Rhizocarpon obscuratum* (Arn.) Massal., *Siphula ceratites* (Wahlenb.) Fr., *Solorina crocea* (L.) Ach., *Stereocaulon tomentosum* Fr. Это главным образом арктоальпийские (8 видов), голарктические (8), кустистые (5) лишайники, обитающие на почве (12 видов).

Кустарниковые горные тундры на исследуемой территории представлены ерниково-ольховниковыми сообществами, которые обычно расположены в верхних частях флювиогляциальных шлейфов и занимают участки склонов небольшой крутизны. В травяно-кустарничковом ярусе здесь господствуют кустарнички, а в мохово-лишайниковом — сфагновые мхи. Проективное покрытие лишайников около 30%, и его в равной степени образуют *Cladina stellaris, Cetraria cucullata* и *C. laevigata*. Группа лишайников, наиболее часто встречающихся в кустарниковых горных тундрах, объединяет 20 видов (например, *Cetraria nigricans* Nyl., *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et Culb., *Parmeliopsis ambigua* (Wulf. ex Jacq.) Nyl., *Stereocaulon apocalypticum* Nyl. и др.). Это в основном гипоарктомонтанные (9 видов), мультирегиональные (12), листоватые (9) лишайники, обитающие на почве (14 видов).

Преобладающими по занимаемой ими площади сообществами Верхнеколымского нагорья являются заросли кедрового стланика. Они развиваются на хорошо дренированных щебнистых склонах, сглаженных вершинах и надпойменных террасах в высоких предгорьях. Особенностью этого типа местообитаний является хорошо развитый лишайниковый покров (среднее проективное покрытие лишайников около 60%), который образуют главным образом *Cladina stellaris,* *Cetraria cucullata* и *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm. Кроме того, активное участие в формировании лишайникового покрова принимают *Alectoria ochroleuca, Cetraria nivalis, Stereocaulon alpinum* Laur. ex Funk, а также *Melanelia stygia* и различные виды рода *Umbilicaria*. Лишайников, тяготеющих к зарослям кедрового стланика, насчитывается 45 видов (например, *Cetraria inermis* (Nyl.) Krog, *Cladonia alaskana* Evans, *C. alinii* Trass, *C. deformis* (L.) Hoffm., *C. multiformis* Merr., *C. sulphurina* (Michaux) Fr., *Lecanora polytropa* (Hoffm.) Rabenh., *Porpidia hydrophila* (Fr.) Hertel et Schwab, *Umbilicaria caroliniana* Tuck. и др.). Это в основном аркто-альпийские (19 видов), голарктические (23), накипные (20) лишайники, связанные в своем распространении с каменистыми субстратами (17) и почвой (15 видов).

Широко распространены на изучаемой территории лиственничные редколесья. Среднее проективное покрытие лишайников здесь около 80%. Лишайниковый покров образуют главным образом *Cladina stellaris* и *Cetraria laevigata*. Несколько меньшее участие в его сложении принимают *Cladina mitis* (Sandst.) Hustich и *C. rangiferina* (L.) Nyl. Лишайников, наиболее часто встречающихся в этом типе местообитаний, насчитывается 26 видов (например, *Arctoparmelia separata* (Th. Fr.) Hale, *Cladina submitis* (Evans) Hale et Culb., *Cladonia crispata* (Ach.) Flot., *C. kanewskii* Oxn., *C. macilenta* Hoffm., *Lepraria incana* (L.) Ach., *Porpidia crustulata* (Ach.) Hertel et Knoph и др.). Большинство из них бореальные (10 видов), мультирегиональные (12) и голарктические (12), накипные (12) лишайники, обитающие на почве (12 видов).

В условиях постоянного избыточного увлажнения развиваются заболоченные сфагновые бугристо-мочажинные криволесья и болота. Они приурочены к выровненным водоразделам, широким низменным речным долинам и шлейфам склонов. Лишайники не принимают активного участия в формировании нижнего яруса этих сообществ. К этому типу местообитаний тяготеют всего 6 видов лишайников: *Cetraria cucullata, C. subalpina* Imsh., *Cladonia cyanipes* (Sommerf.) Nyl., *C. granulans* Vain., *C. pleurota* (Flk.) Schaer., *Hypogymnia austerodes* (Nyl.) Räs. Большая часть из них арктоальпийские (4 вида), голарктические (3), шиловидные (3) лишайники, обитающие на растительных остатках (3 вида).

В поймах рек и низменных частях надпойменных террас развиваются ивняковые и ольхово-ивняковые кустарниковые заросли. В нижнем ярусе здесь хорошо развиты лишь травы и зеленые мхи. В этих местообитаниях наиболее часто встречаются 11 видов лишайников: *Cladonia amaurocraea* (Flk.) Schaer., *C. boryi* Tuck., *C. libifera* Savicz, *C. pyxidata* (L.) Hoffm., *C. rei* Schaer., *C. stricta* (Nyl.) Nyl., *Lecanora pulicaris* (Pers.) Ach., *Melanelia septentrionalis* (Lynge) Essl., *Melaspilea gibberulosa* (Ach.) Zw., *Parmeliopsis hyperopta* (Ach.) Arn., *Peltigera horizontalis* (Huds.) Baumg. Большинство из них бореальные (5 видов), мультирегиональные (7), шиловидные (5) организмы, связанные в своем распространении с почвой (7 видов).

Пойменные лиственничники развиваются узкими полосами вдоль рек и ручьев в местах с проточным увлажнением, на хорошо дренированных почвах. Проективное покрытие лишайников здесь около 20%, и его образуют в основном *Cladina stellaris, C. rangiferina* и *Cetraria cucullata*. К этому экотопу тяготеют 14 видов лишайников (например, *Bryoria furcellata* (Fr.) Brodo et D. Hawksw., *Cladonia decorticata* (Flk.) Spreng., *Hypotrachyna revoluta* (Flk.) Hale, *Mycobilimbia hypnorum* (Lib.) Kalb. et Hafellner, *Mycoblastus sanguinarius* (L.) Norm. и др.). В основном это бореальные (6 видов), мультирегиональные (8) и голарктические (6), шиловидные (5) организмы, обитающие на почве и растительных остатках (по 7 видов).

В поймах большинства рек Верхнеколымского нагорья пионерами заселения молодых песчано-галечниковых наносов являются тополь и чозения. Вне пойм эти деревья, как правило, не встречаются. В тополево-чозениевых лесах хорошо развит травостой и практически отсутствует напочвенный покров лишайников.

В этих местообитаниях наиболее часто встречаются 37 видов лишайников (например, *Bryoria simplicior* (Vain.) Brodo et D. Hawksw., *Buellia punctata* (Hoffm.) Massal., *Calicium abietinum* Pers., *C. trabinellum* (Ach.) Ach., *Cladonia parasitica* (Hoffm.) Hoffm., *Evernia esorediosa* (Müll. Arg.) DR., *Rinodina archaea* (Ach.) Arn., *R. sibirica* H. Magn. и др.). Это большей частью бореальные (20 видов), мультирегиональные (19) и голарктические (16), накипные (15) организмы, обитающие на коре деревьев и кустарников (26) и на растительных остатках (18 видов).

Ксерофитные сообщества на исследуемой территории обычно приурочены к открытым участкам склонов южной экспозиции, отличающимся значительной крутизной и повышенной дренированностью. Напочвенный покров этих сообществ характеризуется преимущественным развитием трав и слабым развитием лишайников. Лишайников, тяготеющих к этому экотопу, насчитывается 15 видов: *Acarospora veronensis* Massal., *Buellia stigmatea* Koerb., *Cladonia chlorophaea* (Flk. ex Sommerf.) Spreng., *C. macrophyllodes* Nyl., *C. pocillum* (Ach.) O. Rich., *Melanelia panniformis* (Nyl.) Essl., *Ophioparma lapponica* (Räs.) Hafellner et R.W. Rogers, *Parmelia* (*Melanelia*?) *borisorum* Oxn., *P. omphalodes* (L.) Ach., *P. saxatilis* (L.) Ach., *Peltigera didactyla* (With.) Laund., *Physcia caesia* (Hoffm.) Fürnr., *Psora rubiformis* (Ach.) Hook., *Xanthoparmelia taractica* (Krempelh.) Hale, *Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr. Большей частью это аридные (5 видов), мультирегиональные (10), листоватые (8) организмы, связанные в своем распространении с каменистыми субстратами (10 видов),

Важную роль в формировании растительного покрова Верхнеколымского нагорья играет группа активных видов лишайников. Эти лишайники одинаково хорошо осваивают большое число (четыре и более) различных типов экотопов и во многих из них являются доминантами и эдификаторами растительного покрова. Комплекс активных видов лихенофлоры объединяет в своем составе 61 вид. Наибольшее число активных видов содержится в родах *Peltigera* (6 видов, или 66.7% от числа представителей рода во флоре), *Cladina* (4 вида, или 66.7%), *Cetraria* (6 видов, или 50%), *Stereocaulon* (5 видов, или 38.5%) и *Cladonia* (19 видов, или 34.5%). По сравнению с лихенофлорой в целом в комплексе активных видов повышено относительное количество гипоарктомонтанных (22 вида, или 36.1% от общего числа активных видов), мультирегиональных (43 вида, или 70.5%), кустистых (20 видов, или 32.8%) лишайников, а также лишайников, обитающих на почве (47 видов, или 77%).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антропова Г. Л., Докучаева В. Б. Каталог пробных площадей стационара «Контакт». Вып. 1, 2. Магадан, 1989. 107 с. — *Докучаева В. Б.* Горнотундровая растительность хребта Большой Анначаг // Горные тундры хребта Большой Анначаг (верховья Колымы). Владивосток: ДВО АН СССР, 1980. С. 93—109. — *Докучаева В. Б.* Растительность юго-восточных отрогов хребта Большой Анначаг // Пояс редколесий верховий Колымы. Владивосток: ДВО АН СССР, 1985. С. 44—63. — *Котлов Ю. В.* Лишайники горных тундр Верхнеколымского нагорья // Тр. III Молодежн. конф. ботаников. Ленинград, 1990. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1990. № 5700-В. С. 187—201. — *Пармузин Ю. П.* Тундролесье СССР. М.: Мысль, 1979. 294 с. — *Реутт А. Т.* Растительность // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 257—300. — *Тихомиров Б. А.* Некоторые проблемы и аспекты в изучении жизненных форм растений Арктики // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 182—197. — *Хохряков А. П.* Анализ флоры Колымского нагорья. М.: Наука, 1989. 152 с. — *Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 234 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 IV 1992

SUMMARY

Alectoria ochroleuca, Cladina stellaris, Cetraria cucullata, C. laevigata and *C. nivalis* have the most significance in vegetation cover formation of the Upper Kolyma highland. The lichen genera *Peltigera, Cladina, Cetraria, Stereocaulon* and *Cladonia* contain the greatest number of active species in lichen flora of the Upper Kolyma highland. The number of the subarctic, multiregional, fruticous and epigeous lichens in the group of active species exceeds it in the whole lichen flora of the Upper Kolyma Plateau.

УДК 582.343 : 581.9 (571.121) © Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 11

И. В. Чернядьева

ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ СЭБАЯХИ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ ЯМАЛ)

I. V. CHERNYADIEVA. LEAFY MOSSES IN MIDDLE CURRENT OF SEBAYAKHA RIVER (CENTRAL JAMAL)

Приведен список листостебельных мхов, собранных в среднем течении р. Сэбаяхи на Центральном Ямале. В списке насчитывается 118 видов, относящихся к 50 родам и 24 семействам. Дано распределение видов по типам растительных сообществ, указаны доминирующие виды, проведена оценка активности видов.

Мохообразные п-ова Ямал до настоящего времени изучены очень фрагментарно. Цель настоящей статьи — расширить имеющиеся сведения о листостебельных мхах полуострова. Материалом для работы послужили сборы мохообразных, проведенные автором в июле—августе 1992 г. в среднем течении р. Сэбаяхи на Центральном Ямале (69°37′32″с. ш., 69°27′40″ в.д.). Район исследований расположен в подзоне типичных (северных гипоарктических) тундр на западном макросклоне Ямала. Средние высоты составляют около 40 м над ур. м., перепады высот достигают 10—15 м. Территория представлена широкими плоскими водоразделами, изрезанными овражной сетью, и долиной р. Сэбаяхи с речными террасами, старичными болотами и частыми озерными котловинами. Почвы песчаные и супесчаные; полностью отсутствует каменистый субстрат. Тяжелые грунты (глины, суглинки) не распространены, наблюдаются только отдельные небольшие (до 1.5 м в диам.) суглинистые пятна выливания на речных террасах.

На водоразделах основные площади занимают различные варианты плоскополигональных комплексов (ППК). ППК состоят из двух частей — приподнятых бугров, покрытых тундрами, и заболоченных мочажин. На буграх на сильно увлажненных почвах развиваются кочкарные пушицево-моховые тундры с *Eriophorum vaginatum*.[1] Пушица образует кочки до 20—30 см выс. Проективное покрытие (ПП) мхов колеблется от 50 до 75%. Моховая дернина 5—10 см толщ. Преобладают *Dicranum elongatum* с *Anastrophyllum minutum, Barbilophozia binsteadii*,[2] образующие плотные дернины (ПП 30—40%). Несколько меньше участие *Polytrichum strictum* (7—10%),[3] *Ptilidium ciliare* (3—7), *Aulacomnium turgidum* (1—5%). В понижениях нанорельефа иногда обилен *Oncophorus wahlenbergii* (10—20%).

В более мезофитных условиях на буграх ППК обычны кустарничково-осоково-моховые тундры с эрикоидными кустарничками, *Carex rariflora, C. rotundata*. Мохообразные покрывают до 80% почвы. Моховая дернина до 10 см толщ. Доминируют *Dicranum elongatum* + *Anastrophyllum minutum* + *Barbilophozia*

---

[1] Номенклатура сосудистых растений дана по «Арктической флоре СССР» (1960—1984) с уточнениями по сводке С. К. Черепанова (1981).

[2] Печеночные мхи определены А. Д. Потемкиным. Номенклатура печеночных мхов дана по работе Н. А. Константиновой и др. (1992).

[3] В скобках указано ПП отдельных видов.

binsteadii (30—40%), *Sphagnum compactum* (5—25), *Polytrichum strictum* (7—10), *Ptilidium ciliare* (1—7), *Aulacomnium turgidum* (1—5), *Hylocomium splendens* (1—3%). В небольших западинках обильны *Oncophorus wahlenbergii* (3—5), *Dicranum angustum* (5%). На сухих почвах встречается лишайниковый вариант этих тундр с долей участия мхов до 25%. По краю бугров ППК часто образуется морошково-сфагновый (*Sphagnum girgensohnii, S. lenense*) бордюр 0.5—1 м шир.

Всего в тундрах на буграх ППК зафиксировано 36 видов листостебельных мхов. Наиболее многочисленным является сем. *Dicranaceae* (8 видов).

Мочажины ППК заняты болотными сообществами с господством осок, пушиц и мхов. Почвы переувлажнены, на поверхности часто стоит вода. ПП мхов составляет 90—100%, мощность дернины — 20—15 см. Преобладает *Drepanocladus exannulatus*, в значительных количествах встречаются *Oncophorus wahlenbergii, Polytrichum jensenii, Sphagnum aongstroemii, S. balticum*. Всего в мочажинах ППК собрано 25 видов листостебельных мхов.

Краевые части водораздельных увалов хорошо дренированы, здесь развиваются пятнистые кустарничково-лишайниковые и кустарничково-мохово-лишайниковые тундры с разной долей участия *Betula nana, Ledum decumbens, Salix nummularia, Vaccinium uliginosum, Carex arctisibirica*, лишайников и мхов. Супесчаные пятна выливания 20—60 см в диам. занимают от 10 до 50% площади и частично покрыты тонкой корочкой печеночника *Gymnomitrion corallioides*. ПП мхов колеблется от 50—70% в мохово-лишайниковых до 5—10% в лишайниковых тундрах. Моховая дернина 1—3 см выс. Преобладают *Dicranum elongatum* + *Anastrophyllum minutum, Aulacomnium turgidum, Polytrichum hyperboreum, P. juniperinum*. Встречаются отдельные дернины *Oncophorus wahlenbergii, Sphagnum compactum*. На взлобках обилен *Racomitrium lanuginosum*. По краю пятен попадаются дернинки *Conostomum tetragonum, Pogonatum dentatum, Polytrichum piliferum*. Всего в этих сообществах отмечен 31 вид листостебельных мхов, наибольшим числом видов представлено сем. *Polytrichaceae* (7 видов).

На пологих шлейфах склонов, характеризующихся нивальным снеговым режимом, развиваются различные варианты кустарничково-моховых тундр с мощным моховым покровом. Широко распространены бугорково-западинные ерниково-моховые тундры. На буграх до 40—50 см выс. доминирует *Betula nana* со значительным участием *Carex arctisibirica, Vaccinium uliginosum, V. vitis-idaea* и лишайников. ПП мхов составляет 100%, мощность моховой дернины достигает 15—20 см. Господствуют *Dicranum elongatum* (30—40%), *Anastrophyllum minutum* + *Barbilophozia binsteadii* (20—30), согосподствуют *Ptilidium ciliare* (10—20), *Sphagnum girgensohnii* (10—20), *Polytrichum strictum* (5—10), *Aulacomnium turgidum* (3%). В западинах наибольшую ценотическую роль играют пушица *Eriophorum polystachion* и мохообразные *Oncophorus wahlenbergii* (20—30%), *Ptilidium ciliare* (15—20), *Drepanocladus uncinatus* (3—5), *Polytrichum jensenii* (1—3%). Общее ПП мхов в западинах составляет 60—70%. Моховая дернина 7—10 см выс. Всего в ерниково-моховых тундрах зарегистрировано 32 вида мхов, наиболее богато представлено сем. *Dicranaceae* (7 видов).

Значительные площади пологих шлейфов заняты своеобразными морошково-сфагновыми сообществами. Мхи образуют сплошной покров мощностью до 15—25 см. Преобладают *Sphagnum aongstroemii, S. girgensohnii, S. lenense*, в меньшей степени — *S. balticum, S. nemoreum, S. squarrosum, S. warnstorfii*. Общее ПП сфагнов составляет 60—80%. Помимо сфагновых мхов, обильны *Aulacomnium palustre* (5—7%), *A. turgidum* (5—7), *Ptilidium ciliare* (5—7), *Dicranum angustum* (3—5), *Polytrichum juniperinum* (3—5%). Всего в этих сообществах собрано 27 видов листостебельных мхов, их которых 7 относятся к сем. *Sphagnaceae*.

Речные террасы покрыты кустарничково-моховыми тундрами с различной степенью участия *Arctous alpina, Betula nana, Empetrum subholarcticum, Salix nummularia, Vaccinium uliginosum*, лишайников и мхов. На более высоких речных террасах преобладают ивково- и ерниково-моховые тундры, на более низких —

воронично-моховые с разреженной растительностью вследствие периодического заливания водой и засыпания песком. ПП мхов колеблется от 15 до 35%. Наиболее обильны в разных соотношениях (ПП от 3 до 10%) *Aulacomnium turgidum, Dicranum congestum, D. elongatum, Hylocomium splendens, Oncophorus wahlenbergii, Polytrichum hyperboreum, P. strictum, Racomitrium lanuginosum.* На песчаных взлобках разреженные дернины образует *Racomitrium canescens.* Всего в кустарничково-моховых тундрах речных террас отмечено 37 видов мхов, причем наиболее богато представлено сем. *Polytrichaceae* (8 видов).

Болота распространены по долине реки, в озерных депрессиях и на недренированных вогнутых частях водораздела, а также занимают днища оврагов и лощин. Широко представлены кочкарные осоково-сфагновые и кустарничково-осоково-сфагновые болота с *Carex concolor, C. rariflora* и значительным участием *Betula nana, Rubus chamaemorus, Salix lanata.* Сфагны с кустарничками и осоками образуют кочки 25—40 см выс. и 40—100 см в диам. Общее ПП мхов составляет 90—100%. Моховая дернина 15—20 см выс. На кочках господствуют виды рода *Sphagnum* (70—90%): *S. aongstroemii, S. compactum, S. lenense, S. squarrosum,* в меньшей степени — *S. balticum, S. imbricatum, S. warnstorfii.* Значительно участие *Aulacomnium turgidum* (3—10%), *Dicranum angustum* (3—10), *Polytrichum juniperinum* (3—5), *Ptilidium ciliare* (1—5%). В понижениях между кочками обилие сфагнов ниже (30—50%), в больших количествах встречаются *Oncophorus wahlenbergii* (3—20%), *Cinclidium subrotundum* (3—15), *Polytrichum jensenii* (3—10), *Drepanocladus uncinatus* (3—7), *Aulacomnium palustre* (1—7%). В переувлажненных мочажинах обычны *Calliergon cordifolium, C. stramineum, Drepanocladus exannulatus.*

Особым типом кочкарных болот являются минеральные болота. 40—50% поверхности занимают пятна голого грунта, покрытые корочкой *Gymnocolea inflata* s. l. Кочки до 30 см выс., состоят из *Betula nana, Ledum decumbens, Salix nummularia, Carex arctisibirica, C. rotundata,* лишайников и мхов. ПП мхов на кочках колеблется от 30 до 80%. Преобладают *Dicranum angustum, Polytrichum strictum, Sphagnum compactum,* меньше роль *Aulacomnium turgidum, Dicranum bonjeanii, D. majus, Ptilidium ciliare.* Всего в кочкарных болотах зарегистрировано 42 вида мхов. Наибольшим флористическим богатством отличается сем. *Sphagnaceae* (10 видов).

В пойменных старицах, по днищу лощин и на сильно переувлажненных почвах террас и водоразделов развиваются гомогенные осоково-, осоково-пушицево- и пушицево-моховые болота. Доминантами выступают *Carex chordorrhiza, C. rariflora, C. rotundata, C. concolor, Eriophorum russeolum, E. medium,* иногда *Comarum palustre* и зеленые мхи. Нанорельеф не выражен, растительность имеет однородный облик. ПП мхов колеблется от 20 до 95%. Моховая дернина 5—10 см выс. На менее обводненных участках в различных соотношениях преобладают *Calliergon cordifolium, C. stramineum, Cinclidium subrotundum, Oncophorus wahlenbergii, Polytrichum jensenii, Pseudobryum cinclidioides.* Отдельные небольшие кочки образуют *Aulacomnium palustre, Sphagnum squarrosum.* В стоячей воде мочажин обильны *Calliergon sarmentosum, Drepanocladus exannulatus, D. revolvens, D. vernicosus, Paludella squarrosa.* Всего в гомогенных болотах отмечено 30 видов листостебельных мхов, 8 из которых встречены только в этих сообществах, например *Calliergon megalophyllum, Drepanocladus lapponicus, Meesia triquetra.* По числу видов наиболее богато сем. *Amblystegiaceae* (13 видов).

Ивняки мало распространены в районе исследований, выделяются два типа ивняков — пойменные и склоновые. Пойменные ивняки произрастают на низких террасах в пойме реки и озерных котловинах. Кустарниковый ярус сложен *Salix glauca, S. lanata* и достигает от 0.5—1 до 1.5 м выс. Наиболее обычны моховые и травяно-моховые ивняки с участием *Carex concolor, Eriophorum polystachion* и разнотравья. ПП мхов составляет 50—80%. Мощность моховой дернины неравномерна — от 1 до 5 см, в отдельных местах до 10 см. В моховых ивняках преобладают в различных сочетаниях *Aulacomnium palustre, A. turgidum, Dicranum majus, Drepanocladus uncinatus, Polytrichum juniperinum, Sphagnum girgensohnii, S. squarrosum, Tomentypnum nitens*, а в травяно-моховых — *Calliergon cordifolium, Plagiomnium medium* var. *curvatulum, Pseudobrium cinclidioides*, разреженно встречаются *Brachythecium turgidum, Bryum pseudotriquetrum*. На нижних ветвях и в прикомлевой части стволов ив произрастают *Brachythecium reflexum, B. salebrosum*. Плотные дернины в виде «столбиков» до 20 см выс. образует *Dicranum elongatum*. В разнотравных ивняках роль мхов снижается, ПП не превышает 10—15%, видовой состав сходен с таковым в травяно-моховых ивняках. На переувлажненных почвах вдоль водотоков в напочвенном покрове ивняков обильна осока *Carex concolor*, моховой покров разрежен, неравномерен (ПП менее 15%), в значительных количествах встречаются *Calliergon cordifolium, C. stramineum, Pseudobryum cinclidioides*. Всего в пойменных ивняках отмечено 42 вида мхов, из которых 5 в других сообществах не собраны. Наиболее многочисленно сем. *Amblystegiaceae* (6 видов).

В нижних частях склонов оврагов и лощин небольшие участки занимают разнотравно-моховые и кустарничково-травяно-моховые ивняки из *Salix lanata*, где мхи покрывают от 40 до 80% поверхности почвы, а моховая дернина 1—3 см выс. Моховой ярус мозаичен, преобладают виды родов *Dicranum, Polytrichum*, а также *Drepanocladus uncinatus*. Местами значительна роль печеночных мхов (до 35%): *Barbilophozia hatcheri, B. kunzeana, Lophozia debiliformis, Ptilidium ciliare, Tritomaria quinquedentata*. В склоновых ивняках зарегистрировано 32 вида листостебельных мхов, из которых 8 принадлежат сем. *Polytrichaceae*.

Крутые склоны яров покрыты своеобразными луговыми группировками. На склонах южных экспозиций распространены злаково-разнотравные луговины, а на северных склонах — кустарничково-травяные сообщества. В обоих типах группировок мхи покрывают от 1 до 15% поверхности почвы. Наиболее обильны *Conostomum tetragonum, Dicranum elongatum, Drepanocladus uncinatus, Pogonatum dentatum, Racomitrium lanuginosum, Pohlia cruda*, виды рода *Polytrichum*. Несмотря на малую ценотическую значимость мхов, бриофлора луговин достаточно богата и разнообразна. Здесь отмечено 45 видов, причем наиболее богато сем. *Polytrichaceae* (10 видов).

Своеобразна бриофлора на обнаженном грунте (нарушенные участки, оползни, обрывы, морозобойные трещины, пятна выливания). Здесь собрано 55 видов листостебельных мхов, причем 16 из них в других местообитаниях не встречены. Особенно интересны глинистые пятна выливания на речных террасах, так как это единственные выходы тяжелых грунтов в исследуемом районе. На них найден ряд редких видов: *Aloina brevirostris, Cnestrum alpestre, Dicranella schreberiana, Distichium inclinatum, Fissidens bryoides, Myurella julacea*.

В результате проведенных исследований в среднем течении р. Сэбаяхи выявлено 118 видов листостебельных мхов, относящихся к 50 родам и 24 семействам (см. таблицу). К ведущим семействам относятся *Amblystegiaceae, Bryaceae, Dicranaceae* (по 14 видов), *Polytrichaceae* (13), *Brachytheciaceae, Ditrichaceae* (по 16), *Mniaceae* (5 видов).

Первые 10 семейств включают в себя 94 вида, или 79.5% всей бриофлоры. По 1 виду содержится в 7 семействах. Наиболее крупными родами являются *Sphagnum* (14 видов), *Polytrichum* (+ *Polytrichastrum*), *Drepanocladus, Pohlia* (по 9), *Dicranum* (7), *Calliergon* (5 видов). В 31 роде содержится по 1 виду. Соотношение числа видов листостебельных мхов и сосудистых растений составляет 1 : 1.2, что подчеркивает арктический характер бриофлоры.

В спектре семейств и родов находят отражение особенности почв района. Преобладание песчаного субстрата и отсутствие каменистых выходов приводят к снижению роли семейств *Pottiaceae* (4 вида с единичными нахождениями) и *Grimmiaceae* (2 вида). Отсутствуют представители андреевых мхов. При этом относительно многочисленны роды *Pohlia* (9 видов) и *Dicranella* (3 вида). Малое

Список листостебельных мхов среднего течения р. Сэбаяхи

Виды	Растительные сообщества											Обнаженный грунт	Активность видов	Спороношение
	тундры						болота		ивняки		луговины на склонах			
	на водоразделах			на склонах		на террасах								
	ППК		пятнистые лишайниковые	ерниково-моховые	морошково-сфагновые	кустарничково-моховые	кочкарные сфагновые	гомогенные пушицево-осоковые	пойменные	склоновые				
	бугры	мочажины												
Sphagnaceae														
Sphagnum aongstroemii Hartm.	·	+	—	—	++	—	++	—	—	—	—	—	2	—
S. balticum (Russ.) C. Jens.	+	+	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	4	—
S. capillifolium (Ehrh.) Hedw.	—	—	—	—	·	—	—	·	—	·	—	—	5	—
S. compactum DC.	++	·	+	—	—	—	++	+	—	—	—	—	3	—
S. contortum Schultz	—	—	—	—	—	—	—	·	—	—	—	—	5	—
S. fimbriatum Wils.	·	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	4	—
S. girgensohnii Russ.	++	—	—	+	++	+	·	—	+	+	—	—	2	—
S. imbricatum Russ.	—	·	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	4	—
S. lenense H. Lindb.	+	+	—	—	++	—	++	·	—	—	—	—	2	—
S. obtusum Warnst.	—	—	—	—	—	—	·	—	—	—	—	—	5	—
S. riparium Ångstr.	—	—	—	—	—	—	—	—	·	—	—	—	5	—
S. squarrosum Crome	—	++	—	—	+	—	++	++	+	—	—	—	2	—
S. teres (Schimp.) Ångstr.	—	—	—	—	—	—	—	—	·	—	—	—	5	—
S. warnstorfii Russ.	·	·	—	·	+	—	++	·	+	—	—	—	3	—
Polytrichaceae														
Psilopilum cavifolium (Wils.) Hag.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	++	4	—
P. laevigatum (Wahlenb.) Lindb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	++	5	+
Pogonatum dentatum (Brid.) Brid.	—	—	++		—	·	·	—	—	—	++	++	4	—
P. urnigerum (Hedw.) P. Beauv.	—	—	·	—	—	—	—	—	—	—	—	·	5	—
Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm.	+	—	+	—	—	+	—	—	—	+	++	++	3	—

Виды	Растительные сообщества											Обнаженный грунт	Активность видов	Спороношение
	тундры						болота		ивняки		луговины на склонах			
	на водоразделах			на склонах		на террасах	кочкарные сфагновые	гомогенные пушицево-осоковые	пойменные	склоновые				
	ППК		пятнистые лишайниковые	ерниково-моховые	морошково-сфагновые	кустарничково-моховые								
	бугры	мочажины												
Polytrichum commune Hedw.	—	—	—	·	—	·	—	—	·	+	·	—	5	+
P. hyperboreum R. Br.	·	—	++	—	—	++	—	—	—	+	++	+	2	+
P. jensenii Hag.	·	++	—	+	+	·	++	++	+	·	—	—	2	—
P. juniperinum Hedw.	++	—	++	++	++	++	+	—	++	+	++	+	2	+
P. longisetum Sw. ex Brid.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	—	·	5	—
P. piliferum Hedw.	—	—	++	—	—	+	—	—	—	·	++	++	3	+
P. sexangulare Brid.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	—	5	—
P. strictum Brid.	++	—	++	++	++	++	+	—	+	·	·	·	2	+
Ditrichaceae														
Ditrichum cylindricum (Hedw.) Grout	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	5	+
D. flexicaule (Schwaegr.) Hampe	—	—	—	—	—	·	—	—	·	—	·	·	5	+
Saelania glaucescens (Hedw.) Broth.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	·	5	—
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.	·	—	+	·	—	+	—	—	—	+	++	++	3	+
Distichium capillaceum (Hedw.) Bruch et Schimp.	—	—	—	—	—	·	—	—	·	—	+	++	4	+
D. inclinatum (Hedw.) Bruch et Schimp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		5	+
Dicranaceae														
Dicranella crispa (Hedw.) Schimp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	++	++	4	+
D. schreberiana (Hedw.) Crum et Anderson	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	5	+

Виды	Растительные сообщества											Обнаженный грунт	Активность видов	Спороношение
	тундры						болота		ивняки		луговины на склонах			
	на водоразделах			на склонах		на террасах								
	ППК		пятнистые лишайниковые	ерниково-моховые	морошково-сфагновые	кустарничково-моховые	кочкарные сфагновые	гомогенные пушицево-осоковые	пойменные	склоновые				
	бугры	мочажины												
Dicranella subulata (Hedw.) Schimp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·		5	+
Cnestrum alpestre (Wahlenb.) Nyh. ex Mogensen	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		5	+
Oncophorus wahlenbergii Brid.	++	++	+	+	—	·	++	++	+	—	—	—	2	+
Kiaeria glacialis (Beggr.) Hag.	·	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—
K. starkei (Web. et Mohr) Hag.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	·	5	—
Dicranum acutifolium (Lindb. et H. Arnell) C. Jens. ex Weinm.	+	—	—	—	—	·	—	—	—	·	—	—	5	—
D. angustum Lindb.	++	+	—	·	++	+	++	+	—	—	—	—	2	+
D. bonjeanii De Not.	·	—	+	·	—	+	+	—	—	+	+	—	3	+
D. elongatum Schleich. ex Schwaegr.	++	—	++	+	—	++	+	—	+	+	++	·	1	+
D. fuscescens var. *congestum* (Brid.) Husn.	++	—	+	++	+	++	+	—	—	·	+	—	3	+
D. groenlandicum Brid.	—	—	—	·	—	—	—	—	—	—	·	—	5	—
D. majus Sm.	·	—	—	+	+	—	+	—	++	+	—	—	3	—
Fissidentaceae														
Fissidens bryoides Hedw.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		5	—
Encalyptaceae														
Encalypta rhaptocarpa Schwargr.	—	—		—	—	—	—	—	—	—		+	5	+

Виды	Растительные сообщества											Обнаженный грунт	Активность видов	Спороношение
	тундры						болота		ивняки		луговины на склонах			
	на водоразделах			на склонах		на террасах								
	ППК													
	бугры	мочажины	пятнистые лишайниковые	ерниково-моховые	морошково-сфагновые	кустарничково-моховые	кочкарные сфагновые	гомогенные пушицево-осоковые	пойменные	склоновые				
Pottiaceae														
Aloina brevirostris (Hook. et Grev.) Kindb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		5	+
Tortula mucronifolia Schwaegr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		·	5	+
T. ruralis (Hedw.) Gaertn. et al.	—	—	·	—	—	—	—	—	—	—		—	5	+
Bryoerythrophyllum recurvirostre (Hedw.) Chen	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		·	5	+
Grimmiaceae														
Racomitrium canescens (Hedw.) Brid.	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	+	++	4	—
R. lanuginosum (Hedw.) Brid.	—	—	++	—	—	++	·	—	—	—	++	++	3	—
Funariaceae														
Funaria hygrometrica Hedw.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	5	+
Splachnaceae														
Tayloria lingulata (Dicks.) Lindb.	—	—	—	—	—	—	—	—	·	·	—	—	5	+
Tetraplodon mnioides (Hedw.) Bruch et Schimp.	++	—	+	+	—	+	+	—	—	—	+	+	4	+
T. paradoxus (R. Br.) Hag.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	+
Aplodon wormskjoldii (Hornem.) Kindb.	+	—	+	·	·	·	·	—	—	—	—	—	5	+

Виды	Растительные сообщества											Обнаженный грунт	Активность видов	Спороношение
	тундры						болота		ивняки		луговины на склонах			
	на водоразделах			на склонах		на террасах								
	ППК		пятнистые лишайниковые	ерниково-моховые	морошково-сфагновые	кустарничково-моховые	кочкарные сфагновые	гомогенные пушицево-осоковые	пойменные	склоновые				
	бугры	мочажины												
Bryaceae														
Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wils.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	5	+
Pohlia andrewsii Shaw	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	—	—	5	—
P. bulbifera (Warnst.) Warnst.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	5	—
P. cruda (Hedw.) Lindb.	·	—	+	·	—	—	—	—	—	—	++	+	4	+
P. crudoides (Sull. et Lesq.) Broth.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	·	5	+
P. drummondii (C. Muell.) Anderson	—	—	—	—	—	·	—	—	—	—	·	+	5	—
P. elongata var. *greenii* (Brid.) Shaw	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	·	5	+
P. filium (Schimp.) Mart.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	5	—
P. nutans (Hedw.) Lindb.	++	—	++	++	++	++	++	—	+	+	++	++	3	+
P. proligera (Kindb. ex Breidl.) H. Arnell	—	—	—	—	—	·	—	—	·	—	—	+	5	—
Bryum cf. *archangelicum* Bruch et Schimp.	—	—	—	—	—	—	—	—		—			5	+
B. cf. *pallescens* Schleich. ex Schwaegr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	5	+
B. pseudotriquetrum (Hedw.) Gaertn. et al.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	5	—
B. teres Lindb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		5	—
Mniaceae														
Cinclidium subrotundum Lindb.	—	+	—	—	—	—	++	++	—	—	—	—	2	+
Rhizomnium andrewsianum (Steere) T. Kop.	—	·	—	—	—	—	·	—	—	—	—	—	5	—

Продолжение таблицы

Виды	Растительные сообщества											Обнаженный грунт	Активность видов	Спороношение
	тундры						болота		ивняки		луговины на склонах			
	на водоразделах			на склонах		на террасах								
	ППК													
	бугры	мочажины	пятнистые лишайниковые	ерниково-моховые	морошково-сфагновые	кустарничково-моховые	кочкарные сфагновые	гомогенные пушицево-осоковые	пойменные	склоновые				
Plagiomnium ellipticum (Brid.) T. Kop.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	5	—
P. medium subsp. *curvatulum* (Lindb.) T. Kop.	·	—	—	·	—	—	—	—	++	—	—	—	4	—
Pseudobryum cinclidioides (Hueb.) T. Kop.		—	—	—	—	—	++	++	++	—	—	—	2	—
Aulacomniaceae														
Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr.	+	+	—	+	+	—	++	++	+	—	—	—	2	+
A. turgidum (Wahlenb.) Schwaegr.	++	++	++	++	++	++	++	++	++	+	+	·	1	+
Meesiaceae														
Paludella squarrosa (Hedw.) Brid.	—	++	—	—	—	—	+	++	+	—	—	—	3	—
Meesia triquetra (Richter) Åongstr.	—	—	—	—	—	—	—	·	—	—	—	—	5	—
M. uliginosa Hedw.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	·	5	+
Bartramiaceae														
Bartramia ithyphylla Brid.	—	—	+	·	—	·	—	—	—	—	+	·	5	+
Conostomum tetragonum (Hedw.) Lindb.	+	—	++	++	++	—	+	—	—	+	++	++	3	+
Philonotis tomentella Mol.	—	—	—	·	—	—	—	—	+	—	—	—	5	—
Timmiaceae														
Timmia austriaca Hedw. var. *austriaca*	—	—			—	—	—	—	—	—			5	—

Виды	Растительные сообщества											Обнаженный грунт	Активность видов	Спороношение
	тундры						болота		ивняки		луговины на склонах			
	на водоразделах			на склонах		на террасах								
	ППК		пятнистые лишайниковые	ерниково-моховые	морошково-сфагновые	кустарничково-моховые	кочкарные сфагновые	гомогенные пушицево-осоковые	пойменные	склоновые				
	бугры	мочажины												
Timmia austriaca var. *arctica* (Lindb.) H. Arnell	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—			5	—
Theliaceae														
Myurella julacea (Schwaegr.) Schimp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		5	—
Thuidiaceae														
Abietinella abietina (Hedw.) Fleisch.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		5	—
Amblystegiaceae														
Drepanocladus badius (Hartm.) G. Roth	++	++	—	—	+	·	++	++	·	·	—	—	3	—
D. exannulatus (Guemb.) Warnst.	—	++	—	—	—	—	++	++	—	—	—	—	2	+
D. fluitans (Hedw.) Warnst.	—	—	—	—	—	—	·	+	—	—	—	—	5	+
D. lapponicus (Norrl.) Z. Smirn.	—	—	—	—	—	—	—	·	—	—	—	—	5	—
D. revolvens (Sm.) Warnst.	—	++	—	—	+	—	+	++	+	—	—	—	3	—
D. sendtneri (Schimp. ex C. Muell.) Warnst.	—	—	—	—	—	—	—	·	—	—	—	—	5	—
D. tundrae (Lindb. et H. Arnell) Loeske	—	—	—	—	—	—	—	·	—	—	—	—	5	—
D. uncinatus (Hedw.) Warnst.	++	—	++	++	++	++	++	—	++	++	++	+	2	+
D. vernicosus (Mitt.) Warnst.	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	5	—
Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb.	—	+	—	—	—	—	++	++	++	—	—	—	2	+
C. megalophyllum Mikut.	—	—	—	—	—	—	—	·	—	—	—	—	5	—
C. richardsonii (Mitt.) Kindb.	—	—	—	—	—	—	—	·	—	—	—	—	5	+
C. sarmentosum (Wahlenb.) Kindb.	+	++	—	—	+	·	++	++	+	—	—	—	3	+

Виды	Растительные сообщества											Обнаженный грунт	Активность видов	Спороношение
	тундры						болота		ивняки		луговины на склонах			
	на водоразделах			на склонах		на террасах								
	ППК													
	бугры	мочажины	пятнистые лишайниковые	ерниково-моховые	морошково-сфагновые	кустарничково-моховые	кочкарные сфагновые	гомогенные пушицево-осоковые	пойменные	склоновые				
C. stramineum (Brid.) Kindb.	+	++	—	—	+	—	++	++	++		—	—	3	—
Brachytheciaceae														
Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske	—	·	—		·	·	·	·	++	·	—	—	4	—
Brachythecium mildeanum (Schimp.) Milde	—	—	—		—	—	—	—	+	—	—	—	5	—
B. reflexum (Starke) Schimp.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	5	—
B. salebrosum (Web. et Mohr) Schimp.	—	—	—	—	—	—	—	—	++	++	—	—	4	—
B. turgidum (Hartm.) Kindb.	—	—	—	—	—	—	—	—	++	++	—	—	4	—
Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jenn.	—	—	·	—	—	·	—	—	—	—	+	·	5	—
Plagiotheciaceae														
Isopterygium pulchellum (Hedw.) Jaeg. et Sauerb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		5	+
Plagiothecium berggrenianum Frisvoll	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	5	—
Hypnaceae														
Hypnum callichroum Funck ex Brid.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	·	5	—
H. plicatulum (Lindb.) Jaeg.	—	—	—	·	+	·	—	—	—	—	·	—	5	—
H. pratense (Rabenh.) Koch ex Spruce	—	—	—	—	—	—	—	—	·	—	—	—	5	—
Rhytidiaceae														
Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb.	—	—	++	—	—	+	—	—	—	—	+	+	5	—

Виды	Растительные сообщества											Обнаженный грунт	Активность видов	Спороношение
	тундры						болота		ивняки		луговины на склонах			
	на водоразделах			на склонах		на террасах								
	ППК		пятнистые лишайниковые	ерниково-моховые	морошково-сфагновые	кустарничково-моховые	кочкарные сфагновые	гомогенные пушицево-осоковые	пойменные	склоновые				
	бугры	мочажины												
Hylocomiaceae														
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	++		++	++	++	++	++	—	++	++	++	·	3	—
Hylocomium splendens (Hedw.) Schimp. s. l.	++		++	++	++	++	++	·	++	++	++	++	1	—
Всего видов	36	25	31	32	27	37	42	30	42	32	45	55	—	50

Примечание. Встречаемость видов: «—» — не встречен, «·» — встречен 1—3 раза, «+» — встречен 4—7 раз, «++» — встречен более 7 раз в соответствующих сообществах. Активность видов: 1 — особоактивные, 2 — высокоактивные, 3 — среднеактивные, 4 — малоактивные, 5 — неактивные. Спороношение видов: «+» — спороносит, «—» — не спороносит.

разнообразие субстратов и высокая кислотность почв приводят к некоторому обеднению видового состава. Так, на р. Сэбаяхе выявлено только 118 видов листостебельных мхов, тогда как в двух других точках в подзоне типичных тундр Ямало-Гыданской области (на оз. Нгаранато и р. Чугорьяхе) нами собрано соответственно 127 и 138 видов. Интересно, что в изученной бриофлоре отсутствуют представители широко распространенного в тундрах рода *Campylium*. Характерные тундровые мхи *Meesia triquetra, Tomentypnum nitens* встречаются редко, причем последний обилен только в ивняках.

Для оценки роли различных видов в бриофлоре и выделения наиболее типичных мхов используется метод определения активности видов, разработанный для сосудистых растений Б. А. Юрцевым (1968) и применяемый в последнее время к мохообразным (Каннукене, Матвеева, 1986; Чернядьева, 1992).

К особоактивным видам (см. таблицу) мы относим основные доминанты мохового покрова: *Aulacomnium turgidum, Dicranum elongatum, Hylocomium splendens*, широко распространенные в различных сообществах. Группа высокоактивных видов объединяет 16 мхов. В тундрах доминируют и содоминируют *Dicranum angustum, Polytrichum hyperboreum, P. juniperinum, P. strictum.* На болотах господствуют *Aulacomnium palustre, Calliergon cordifolium, Cinclidium subrotundum, Drepanocladus exannulatus, Polytrichum jensenii, Pseudobryum cinclidioides, Sphagnum aongstroemii, S. girgensohnii, S. lenense, S. squarrosum.* Повсеместно обильны *Drepanocladus uncinatus, Oncophorus wahlenbergii.* Среднеактивных видов 17, среди них выделяются мхи, очень широко распространенные, но не обильные: *Ceratodon purpureus, Conostomum tetragonum, Pohlia nutans*, или стенотопные обильные мхи: в переувлажненных мочажинах болот — *Drepanocladus revolvens, Paludella squarrosa,* в сухих лишайниковых тундрах — *Polytrichum piliferum, Racomitrium lanuginosum* и т. д. Остальные 82 вида малоактивные и неактивные. Активные виды включают 36 мхов, или 30.0% всей бриофлоры. Для сравнения укажем, что на Западном Таймыре активных видов 37, или 26.2% (Каннукене, Матвеева, 1986), а на плато Путорана — 59, или 23.4% (Чернядьева, 1992).

Интересно сопоставить состав активных видов в двух бриофлорах, расположенных в равнинной тундре — на Центральном Ямале (р. Сэбаяха) и на Западном Таймыре (пос. Кресты). В пос. Кресты выделяется один особоактивный вид *Tomentypnum nitens*, который на р. Сэбаяхе малоактивен из-за высокой олиготрофности почв. Высокоактивные в пос. Кресты *Ditrichum flexicaule, Meesia triquetra, Dicranum spadiceum* на р. Сэбаяхе малоактивны, а последний отсутствует. На р. Сэбаяхе по сравнению с пос. Кресты ниже активность *Calliergon sarmentosum, Dicranum fuscescens* var. *congestum, Drepanocladus revolvens, Racomitrium lanuginosum*, и наоборот, значительно выше активность *Calliergon cordifolium, Cinclidium subrotundum, Polytrichum jensenii, P. juniperinum, Pseudobryum cinclidioides.* Одними из основных доминантов болотных сообществ на р. Сэбаяхе являются *Sphagnum lenense, S. girgensohnii,* из которых в пос. Кресты первый встречается крайне редко, а второй отсутствует. Интересно, что среди активных видов бриофлоры пос. Кресты нет представителей сем. *Mniaceae*, в то время как в бриофлоре р. Сэбаяхи 2 вида этого семейства являются высокоактивными. Эти различия в составе активных видов, скорее всего, объясняются различием почв: на р. Сэбаяхе по сравнению с пос. Кресты почвы более олиготрофные, кислые, а каменистый субстрат отсутствует.

В среднем течении р. Сэбаяхи мхи играют значительную роль в сложении растительности и в большинстве сообществ покрывают от 50 до 100% поверхности почвы; толщина моховой дернины колеблется от 1—3 до 15—20 см. Моховой покров характеризуется полидоминантностью и мозаичностью и сложен, как правило, 4—7 основными видами, образующими смешанные или (реже) чистые дерновинки. В отдельных типах сообществ произрастает от 25 до 45 видов листостебельных мхов. По-видимому, такое число видов обычно для ценозов тундровой зоны (ср. Каннукене, Матвеева, 1986).

В заключение выражаю глубокую благодарность О. В. Ребристой и О. В. Хитун за большую помощь в работе, а также А. Д. Потемкину за определение печеночных мхов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Вып. I—IX. Л., 1960—1984. — *Каннукене Л. Р., Матвеева Н. В.* Листостебельные мхи окрестностей пос. Кресты (подзона южных тундр, западный Таймыр) // Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. С. 89—100. — *Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н.* Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР //Arctoa. 1992. Т. 1 (1-2). С. 87—127. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Чернядьева И. В.* Анализ активности видов бриофлоры северо-запада плато Путорана // Нов. сист. низш. раст. 1992. Т. 28. С. 161—165. — *Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Л.: Наука, 1968. 235 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 III 1993

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.824.3(47+57)
© 1993

А. Н. Сенников

ВИДЫ СЕКЦИИ *HIRTELLA* РОДА *HYPERICUM* (*HYPERICACEAE*) В СТРАНАХ СНГ И ГРУЗИИ

A. N. SENNIKOV. SPECIES OF THE SECTION *HIRTELLA* OF THE GENUS *HYPERICUM* (*HYPERICACEAE*) IN THE COUNTRIES OF THE CIS AND GEORGIA

Установлено, что секция *Hirtella* рода *Hypericum* представлена на рассматриваемой территории 11 видами. Выделены и описаны 4 серии и 1 подвид. Сделаны 3 номенклатурные комбинации. Уточнено распространение некоторых редких видов, указанное по районам, принятым во «Флоре СССР»; выявлен 1 новый для данной территории вид.

Hypericum L.

Sect. *Hirtella* Stef. 1933, Год. агр.-лес. фак. унив. Софии, 11 : 183; N. Robson, 1977, Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Bot.), 5, 6 : 326. — Subsect. *Homotaenium* R. Keller, 1893, in Engl. u. Prantl, Pflanzenfam. 3, 6 : 212, p. p.; Горшк. 1949, Фл. СССР, 15 : 223; p. p.

Тип: *H. hirtellum* (Spach) Boiss.

Чашелистики почти равные, с шаровидными или уплощенными железками по краю. Лепестки железисто-бахромчатые, с бледными точечными железками, оттянутые в ноготок. Коробочка продольно-бороздчатая, в 3—5 раз длиннее чашечки. Семена с ворсинчатой тестой.

1. Соцветие щитковидное; стебли покрыты железистыми бородавочками, реже почти голые . . . . 1. *H. scabrum* L.
+ Соцветие кистевидное; стебли голые . . . . 2.
2. Прицветнички с краевыми железками, иногда единичными, несросшиеся . 3.
+ Прицветнички нежелезистые, сросшиеся основаниями . . . . 6.
3. Чашелистики эллиптические; прицветнички линейные, до 2.5 мм дл., все со стебельчатыми, реже почти сидячими железками . . . . 2. *H. hyssopifolium* Vill.
+ Чашелистики продолговатые, ланцетные или треугольно-ланцетные; прицветнички треугольно-ланцетные или линейные, до 1.5 мм дл., все железисто-зубчатые . . . . 4.
4. Прицветнички, как и чашелистики, пильчато-железисто-зубчатые, реже с почти сидячими железками, отодвинуты от чашечки; коробочка яйцевидная; верхушечные цветки дихазиев на длинных цветоножках . . . . 5. *H. lydium* Boiss.
+ Прицветнички придвинуты к чашечке; чашелистики надрезанно-железисто-зубчатые; коробочка шаровидная; верхушечные цветки дихазиев сидячие . . . . 5.
5. Дихазии 1—3(5)-цветковые; коробочка без носика . . . . 3. *H. helianthemoides* (Spach) Boiss.

+ Дихазии 5—11(13)-цветковые; коробочка с коротким носиком . . . . 4. *H. pseudolaeve* N. Robson.

6. Прицветнички линейные; чашелистики равные, закругленные, только в верхней части железистые . . . . 6. *H. davisii* N. Robson.

+ Прицветнички в основании расширенные . . . . 7.

7. Чашелистики округлые, часто равномерно железистые, равные или почти равные . . . . 8.

+ Чашелистики треугольно-ланцетные или треугольные, заостренные, неравные или почти равные . . . . 9.

8. Чашелистики полукруглые или продолговатые, закругленные; лепестки 6—9 мм дл.; соцветие длинное, узкокистевидное, плотное, с 15—20 узлами; коробочка яйцевидно-пирамидальная, без носика . . . . 7. *H. apricum* Kar. et Kir.

+ Чашелистики эллиптические, с коротким заострением; лепестки 13—15 мм дл.; соцветие ширококистевидное, рыхлое, с 7—10 узлами; коробочка пирамидальная, с коротким носиком . . . . 8. *H. antasiaticum* Grossh.

9. Края чашелистиков у основания более или менее параллельные; соцветие с 10—17 узлами . . . . 9. *H. racemosum* (O. Kuntze) Sennik.

+ Чашелистики к основанию плавно расширяющиеся; соцветие с 4—8(9) узлами . . . . 10.

10. Все чашелистики почти равные, треугольно-ланцетные, равномерно железистые . . . . 10. *H. apiculatum* (N. Robson) Sennik.

+ Чашелистики неравные: наружные — треугольно-ланцетные, неравномерно железистые или нежелезистые, внутренние — треугольные, равномерно железистые . . . . 11. *H. elongatum* Ledeb.

Subsect. 1. *Platyadenum* N. Robson, 1986, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 43, 2 : 256.

Тип: *H. hirtellum* (Spach) Boiss.

Чашелистики по краю с обратноконическими или уплощенными железками, на верхушке часто без железок.

1. *H. scabrum* L. 1755, Cent. Pl. 1 : 25; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 450; Горшк. 1949, Фл. СССР, 15 : 224. — *H. asperum* Ledeb. 1829, Icon. Pl. Fl. Ross. 1 : 6, tab. 17.

Тип: «Arabia, Hasselquist» (LINN 943/18).

Сухие каменистые склоны, горные степи.

Кавказ: Зап.-, Вост.- и Южн.-Закавк., Тал.; Ср. Азия: Арало-Касп., Прибалх., Дж.-Тарб., Горн.-Туркм., Сыр-Дар., Пам.-Ал., Тянь-Шан.; Зап. Сибирь: Алт.

Балк.-Малоаз. (Мал. Азия), Арм.-Курд., Иран., Дж.-Кашг.

Subsect. 2. *Stenadenum* N. Robson, 1986, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 43, 2 : 257.

Чашелистики по краю с эллипсоидными или шаровидными железками, реже цельнокрайные.

Тип: *H. hyssopifolium* Vill.

Ser. 1. Hyssopifolia Sennik. ser. nov. — Bracteolae lineares, liberae, glandulosae. Sepala oblongo-elliptica, stipitato glandulosa, frutificatione patentia.

Typus: *H. hyssopifolium* Vill.

Прицветнички линейные, свободные, железистые. Чашелистики стебельчато-железистые, при плодах отклоняющиеся.

Series monotypica.

2. *H. hyssopifolium* Vill. 1786, Hist. Pl. Dauph. 1 : 329, N. Robson, 1968, in Fl. Europ. 2 : 265; Чер. 1981, Сосуд. раст. СССР: 261, excl. syn. — *H. hyssopifolium* subsp. *chrysothyrsum* Woron. f. *vegetum* Woron. 1906, in Fl. Cauc. Crit. 3, 9 : 31. — *H. chrysothyrsum* f. *vegetum* (Woron.) Gorschk. 1949, Фл. СССР, 15 : 232, sine auct. comb. — *H. chrysothyrsum* auct. non (Woron.) Grossh.: Привалова, 1972, в Опред. высш. раст. Крыма: 317, p. p. — *H. ponticum* auct. non Lipsky: Дубовик, 1981, Укр. бот. журн. 38, 5 : 10, p. p.

Описан из Франции (пров. Дофине).

Меловые и известняковые обнажения, каменистые склоны.

Европ. ч.: Крым («Оленья гора близ Козьмодемьяновского монастыря, 27 VII 1896, С. Федосеев» — LE, «Крымский гос. заповедник, хр. Веселый, 1937», coll. pl. — LECB); Кавказ: Зап.-Закавк. («Ст. Неберджаевская, изв. осыпи на шоссе в Новороссийск, 8 VI 1906, Б. Клопотов» — LE).

Франция.

Ser. 2. Abbreviata Sennik. ser. nov. — Sepala glanduloso-dentata. Bracteolae glandulosae, liberae, epipodium abbreviatum. Capsula globosa.

Typus: *H. helianthemoides* (Spach) Boiss.

Чашелистики железисто-зубчатые. Прицветнички железистые, свободные; эпиподий укороченный. Коробочка шаровидная.

Species: *H. helianthemoides* (Spach) Boiss., *H. vermiculare* Boiss. et Hausskn., *H. pseudolaeve* N. Robson.

3. *H. helianthemoides* (Spach) Boiss. 1849, Diagn. Pl. Or. Nov. 1, 8 : 116; Горшк. 1949, Фл. СССР, 15 : 229. — *Drosanthe helianthemoides* Spach, 1836, Hist. Nat. Vég. (Phan.), 5 : 379.

Тип: «Inter Kermanshah et Hamadan, Olivier et Bruguire» (P).

Сухие щебнистые каменистые и глинистые склоны, ковыльные степи на склонах гор.

3a. *H. helianthemoides* subsp. *helianthemoides*.
Кавказ: Южн.-Закавк.
Вост. Турция, Иран?, Сирия.

3b. H. helianthemoides subsp. atropatanum (Rzazade) Sennik. comb. et stat. nov. — *H. atropatanum* Rzazade, 1954, Докл. АН Азерб. ССР, 10, 12 : 882; Тахт. и Авет. 1966, во Фл. Арм. 5 : 21.
Тип: «Нахичеванская респ., окр. села Шахбуз, 25 VI 1937, С. Закарян».
Кавказ: Южн.-Закавк.; Ср. Азия: Горн.-Туркм. (Копетдаг).
Иран, Ирак?

3c. H. helianthemoides subsp. badchyzum Sennik. subsp. nov. — Sepala anguste elliptica, leviter dentata. Rami inflorescentiae infimi 3—5(7)flori.
Typus: «Afghanistan, 1884—85, 1033, J. E. T. Aitchison» (LE).
Чашелистики узкоэллиптические, слегка зубчатые. Самые нижние ветви соцветия с 3—5(7) цветками.
Ср. Азия: Горн.-Туркм. (Бадхыз).
Афганистан.

В пределах ареала каждого из подвидов встречаются растения, по морфологическим признакам очень близкие к другим подвидам.

4. *H. pseudolaeve* N. Robson, 1967, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 27, 2 : 190; id. 1967, in Fl. Turkey, 2 : 375. — *H. hyssopifolium* subsp. *elongatum* (Ledeb.) Woron. 1906, in Fl. Cauc. Crit. 3, 9 : 32, p. min. p.

Тип: «Foot of Keşiş, dağ above Gimin, 1700 m, fr., 26 VII 1957, D31681, Davis et Hedge» (BM).

Сухие щебнистые склоны.

Кавказ: Вост.-Закавк. («Karabach, 13 VI 1871, G. Radde»; «In distr. Karabach, 1882, N 52, M. Smirnow» — LE); Южн.-Закавк. (Нахичеванская респ.: «prope pag. Bist, in lapidosis, 19 VI 1933, L. Prilipko»; «сел. Азнабюрт, 9 VI 1947, А. Гроссгейм и др.»; «342. Alyndschatschai, V 47, Buhse»; Армения: «окр. пос. Мегри, 28 VI 1956, Т. Егорова и др.» — LE).

Турция.

Ранее для территории СССР не приводился.

Ser. 3. Lydia Sennik. ser. nov. — Sepala glanduloso-serrulato-dentata. Bracteolae glandulosae, liberae, epipodium non abbreviatum. Capsula ovata vel ovato-pyramidalis.

Typus: *H. lydium* Boiss.

Чашелистики пильчато-железисто-зубчатые. Прицветнички железистые, свободные; эпиподий неукороченный. Коробочка яйцевидная или яйцевидно-пирамидальная.

Species: *H. lydium* Boiss., *H. thymbrifolium* Boiss. et Noë, *H. thymopsis* Boiss., *H. capitatum* Choisy.

5. *H. lydium* Boiss. 1843, Diagn. Pl. Or. Nov. 1, 1 : 57; Горшк. 1949, Фл. СССР, 15 : 231; N. Robson, 1968, in Fl. Iran. 49 : 8. — *H. hyssopifolium* var. *lydium* (Boiss.) Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 799. — *H. hyssopifolium* subsp. *lydium* (Boiss.) Woron. 1906, in Fl. Cauc. Crit. 3, 9 : 31. — *H. ponticum* Lipsky, 1892, Зап. Киевск. общ. естествоисп. 12 : 352; Горшк. 1949, цит. соч.: 228. — *H. hyssopifolium* subsp. *ponticum* (Lipsky) Woron. 1906, l. c.: 29. — *H. chrysothyrsum* (Woron.) Grossh. 1932, Фл. Кавк. 3 : 72; Горшк. 1949, цит. соч.: 232, p. p. — *H. hyssopifolium* subsp. *chrysothyrsum* Woron. 1906, l. c.: 30. — *H. hyssopifolium* auct. non Vill.: Тахт. и Авет. 1966, во Фл. Арм. 5 : 16, p. p.

Синтипы: «Tmolus supra Philadelphiam, 1842, Boiss.» (G, LE!); «Cadmus supra Denisleh, 1842, Boiss.» (G).

Горные степи, каменистые и известняково-щебнистые склоны.

Европ. ч.: Крым; Кавказ: Зап.-Закавк. (окр. Новороссийска), Южн.-Закавк.

Турция, Ирак, Ливан.

Очень полиморфный вид. Гербарные образцы из Коктебеля (Планерское) отличаются меньшими размерами лепестков и коробочки, а также большей плотностью соцветия. *H. chrysothyrsum* был описан по экземплярам, имеющим удлиненные нижние ветви соцветия, что, на наш взгляд, несущественно. Сборы *H. ponticum* (тип: «Черномор. Окр. Новороссийска, 10 VI 1891, В. Липский» — ?) не имеют значительных отличий от типовых образцов *H. lydium*.

Ser. 4. Elongata Sennik. ser. nov. — Sepala glandulis sessilibus tecta. Bracteolae eglandulosae, basi connatae, epipodium non abbreviatum. Capsula ovato-pyramidalis vel ovata.

Typus: *H. elongatum* Ledeb.

Чашелистики с сидячими железками. Прицветнички нежелезистые, сросшиеся; эпиподий неукороченный. Коробочка яйцевидно-пирамидальная или яйцевидная.

Species: *H. davisii* N. Robson, *H. sorgerae* N. Robson, *H. uniglandulosum* Hausskn. ex Bornm., H. *salsolifolium* Hand.-Mazz., *H. elongatum* Ledeb., *H. callithyrsum* Cosson, *H. tymphresteum* Boiss. et Sprun., *H. microcalycinum* Boiss. et Heldr., *H. apiculatum* (N. Robson) Sennik. h. l., *H. racemosum* (O. Kuntze) Sennik. h. l., *H. apricum* Kar. et Kir., *H. antasiaticum* Grossh.

6. *H. davisii* N. Robson, 1986, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 43, 2 : 263. — *H. elongatum* auct, pl. non Ledeb. — *H. hyssopifolium* auct. non Vill.: Тахт. и Авет. 1966, во Фл. Арм. 5 : 16, p. p.

Тип: «Kars, Yağmurlu dağ between Saricamis and Karaurdan, 2200 m, 7 VII 1957, D30697, Davis et Hedge» (BM).

Сухие каменистые склоны.

Кавказ: Южн.-Закавк.

Турция, сев.-зап. Иран.

7. *H. apricum* Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15 : 176; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 783; N. Robson, 1986, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 43, 2 : 264. — *H. karjaginii* Rzazade, 1954, Докл. АН Азерб. ССР, 16 : 882; Чер. 1981, Сосуд. раст. СССР: 261. — *H. hyssopifolium* auct. non Vill.: Тахт. и Авет. 1962, во Фл. Арм. 5 : 16, p. p. — *H. elongatum* auct. pl. non Ledeb.

Тип: «Kasakhstan, in montosis apricis Alatau ad fl. Baskan et Sarchan, 1826, Karelin et Kirilov» (LE!).

Горные склоны, разнотравные луга.

Кавказ: Вост.- и Южн.-Закавк.; Ср. Азия: Прибалх., Тянь-Шан., Пам.-Ал., Горн.-Туркм.

Турция, Иран.

8. *H. antasiaticum* Grossh. 1941, Изв. Азерб. фил. АН СССР, 1 : 45; Горшк. 1949, Фл. СССР, 15 : 231, Кем.-Нат. 1962, во Фл. Кавк. 6 : 170, p. p.

Тип: «Respublica autonoma Nachiczevan', distr. Schachbuz, prope pag. Kju-Kju, in calcarei, 14 VI 1939, E. Chalilov» (BAK).

Меловые обнажения, горные степи.

Кавказ: Южн.-Закавк. («Нахичеванский р-н, местность Анабад на массиве Карагач, 9 VI 1939, А. Гроссгейм»).

Сев. Турция («Kars, Pamur Dag, 20 km from Igdir to Doğubayazit, 1600 m, 30 V 1966, Davis 43865»; «Баязетский санджак, Дутах-Бурнбулак, 30 V 1916, Б. Шишкин» — LE).

Возможно, происходит от гибридизации *H. apricum* с *H. elongatum* или близким к нему видом.

9. **H. racemosum (O. Kuntze) Sennik. comb. et stat. nov.** — *H. hyssopifolium* var. *racemosum* O. Kuntze, 1884, Acta Horti Petrop. 10 : 175. — *H. elongatum* subsp. *racemosum* (O. Kuntze) N. Robson, 1986, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 43, 2 : 261. — *H. elongatum* auct. pl. non Ledeb.

Тип: «Bei As'chabad im Gebirge; vom General Komaroff» (?).

Горные степи.

Ср. Азия: Горн.-Туркм.

Сев. Иран.

10. **H. apiculatum (N. Robson) Sennik. comb. et stat. nov.** — *H. elongatum* subsp. *apiculatum* N. Robson, 1986, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 43, 2 : 261. — *H. elongatum* auct. pl. non Ledeb. — *H. hyssopifolium* auct. non Vill.: Тахт. и Авет. 1966, во Фл. Арм. 5 : 16, p. p. — *H. ponticum* auct. non Lipsky: Дубовик, 1981, Укр. бот. журн. 38, 5 : 8, p. min. p. — *H. chrysothyrsum* auct. non (Woron.) Grossh.: Мельник, 1987, в Опред. высш. раст. Укр.: 102, p. min. p.

Тип: «Turkey, Hakkari, Hehil Çaya, 62 km from Hakkari to Yüksekova, 1750 m, 14 VI 1966, D44921, Davis et Polunin» (K).

Сухие горные склоны, выходы известняков, прибрежные галечники.

Европ. ч.: Крым («Карасубазарский р-н, меловой склон г. Каракут, 16 VI 1929, В. Васильев», «Окр. Севастополя, мыс Фиолент, 16 V 1984, № 475, Н. Цвелев и др.» — LE); Кавказ: Вост.- и Южн.-Закавк.; Ср. Азия: Прибалх., Тянь-Шан., Пам.-Ал., Горн.-Туркм. (окр. Айдере).

Иран, Турция.

11. *H. elongatum* Ledeb. 1825, in Reichenb. Icon. Bot. 3 : 71, tab. 282; id. 1831, Fl. Alt. 3 : 367; Горшк. 1949, Фл. СССР, 15 : 230, p. p. — *H. hyssopifolium* var. *elongatum* (Ledeb.) Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 451. — *H. hyssopifolium* subsp. *elongatum* (Ledeb.) Woron. 1906, in Fl. Cauc. Crit. 3, 9 : 32, p. p.; N. Robson, 1967, in Fl. Turkey, 2 : 372, p. p.; id. 1968, in Fl. Europ. 2 : 264, p. p.; iid. 1968, in Fl. Iran. 49 : 8, p. p. — *H. thethrobicum* Kem.-Nath. 1950, во Фл. Груз. 6 : 233, рис. 266, descr. georg. — *H. lydium* auct. non Boiss.: Кем.-Нат. 1963, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 23 : 36, quoad syn. — *H. hyssopifolium* auct. non Vill.: Тахт. и Авет. 1966, во Фл. Арм. 5 : 16, p. p.; Мельник, 1987, в Опред. высш. раст. Укр.: 102, p. p. — *H. ponticum* auct. non Lipsky: Дубовик, 1981, Укр. бот. журн. 38, 5 : 8, p. p.

Тип: «Ad lacum Noor-Saisan in Songaria, Ledebour» (LE!).

Сухие склоны, прибрежные галечники.

Европ. ч.: Крым («Склоны г. Черной, 15 VI 1925, № 466, Г. Поплавская», «Муфлонный хребет, 22 VI 1949, № 1726, С. Юзепчук» — LE); Кавказ: Вост.- и Южн.-Закавк.; Зап. Сибирь: Алт.; Ср. Азия: Прибалх., Дж.-Тарб., Тянь-Шан., Пам.-Ал., Горн-Туркм.

Сев. Иран, Турция.

Автор благодарен Н. Н. Цвелеву за ценные замечания при подготовке статьи к публикации.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 X 1991

УДК 582.734(798)

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 11

Б. А. Юрцев

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДА *POTENTILLA* (*ROSACEAE*) С АРКТИЧЕСКОЙ АЛЯСКИ

B. A. YURTSEV. NEW TAXA OF THE GENUS *POTENTILLA* (*ROSACEAE*) FROM ARCTIC ALASKA

Приведены описания новых таксонов *Potentilla* с арктической Аляски с краткими комментариями: 1) *P.* × *arctoalaskensis* Jurtz. с севера п-ова Сьюард (гибрид или гибридогенный вид на основе гибридной комбинации *P. litoralis* Rydb. из секции *Tanacetifoliae* × *P. arenosa* (Turcz.) Juz. из секции *Niveae*); 2) *P. murrayi* Jurtz. с северного макросклона хр. Брукса (гибридогенный вид *P. subvahliana* Jurtz. из секции *Niveae* × ? *P. anachoretica* Soják из секции *Multifidae*), несколько уклоняющаяся популяция с известняков в северо-центральной части п-ова Сьюард; 3) *P. brooksensis* Jurtz. из восточной части хр. Брукса (секция *Tanacetifoliae*); 4) *P. subgorodkovii* Jurtz. с гор арктической и внутренней Аляски (найден и на Чукотке; гибридогенный вид *P. subvahliana* Jurtz. × *P. crebridens* Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz., секция *Niveae*); 5) *P. villosula* Jurtz. subsp. *congesta* Jurtz. с п-ова Сьюард и Чукотского п-ова (тип с Чукотки!; секция *Niveae*). Приводятся еще 2 гибрида.

В августе—сентябре 1990 г. и в 1992 г. мне посчастливилось работать в Гербарии Музея Университета Аляски в г. Фэрбэнксе (Аляска). Часть времени была уделена изучению инсерированных и неинсерированных коллекций лапчаток. Общеизвестны трудности при изучении систематики этого большого рода, связанные с его высоким полиморфизмом, наличием апомиксиса в сочетании с гибридогенезом и полиплоидией, значительной межпопуляционной изменчивостью. Разобраться в таксономической ситуации на Аляске в пределах секций *Niveae*, *Multifidae*, *Tanacetifoliae* и ряда других мне помогли опыт обработки многочисленных родственных видов из евразиатской Арктики, особенно с Чукотки (Юрцев, 1984), и полевые исследования на п-ове Сьюард в июле—начале августа 1992 г.

В результате удалось выявить 5 новых для науки таксонов рода *Potentilla*: 4 в ранге вида (из них 3 — гибридогенные) и 1 подвид; 2 новых гибрида, приводимых без особого эпитета (до получения дополнительных материалов), и 10 видов, впервые приводимых для Аляски (и Северной Америки). Настоящее сообщение посвящено новым для науки таксонам. Статья открывает серию публикаций, связанных с подготовкой критического списка растений Арктики для международного проекта «Панарктическая флора» (Юрцев, 1992а, б).

1. Potentilla × arctoalaskensis Jurtz. sp. nov.

Planta probabiliter hybridogena, inter *P. arenosam* (Turcz.) Juz. e sect. *Niveae* Rydb. et *P. litoralem* Rydb. e sect. *Tanacetifoliae* (Th. Wolf) Juz. intermedia, perennis, 20—25 cm alta. Caudex paulo ramosus, stipulis foliorum emortuorum brunneis et petiolorum partibus basalibus (rarius foliis emortuis totis) vestitus. Folia radicalia ad 7 cm lg., pseudopalmata, raro breviter pinnata vel ternata. Foliola lateralia quam terminale vix breviora, terminale ca. 2 cm lg., late oblanceolatum, in segmenta 4—5 ab utroque latera linearia obtusiuscula profunde dissectum, parte indivisa 1.5—2 mm lata, lateralia infima in segmenta 2—3 ab utroque latere dissecta, supra viridia, vix sericea, pilis adpressis longiusculis, brevibus subpatentibus necnon glandulis minutis ± sparsis admixtis obtecta, marginibus deorsum vix flexa, subtus nervis valde eminentibus, pilis longiusculis subadpressis pubescentibus vestita, inter nervas incanescenti-viridiuscula, ± tomentulo sula, ad marginem glandulis minutis obsita. Petioli ad 5 cm lg., virides, superne rubescentes, pilis haud longis tenuiusculis patentibus, brevissimis patentibus vel sursum curvatis necnon glandulis stipitatis numerosis immixtis tecti. Stipulae foliorum radicalium anguste triangulari-lanceolatae, interdum vix lobatae, attenuato-acutatae, firmae, juveniles virides, adultae rubro-brunneae, pilis albis longis adpressis, interdum brevissimis patentibus incurvis admixtis, dense tectae. Folia caulina 2—3 (bracteis foliaceis dissectis exclusis), inferiora plerumque palmata, superiora ternata, segmentis paucioribus, stipulis plus minusve ovatis, in segmenta paucilineari-lanceolata dissectis, sicut foliorum laminae pubescentibus, margine minute glandulosis. Caules rubescentes, e basi arcuata erecti, vix flexuosi, persistentes, pilis tenuibus laxis, ± patentibus, sursum curvatis et brevissimis patentibus curvatis necnon glandulis minutis numerosis ad petiolorum basin densioribus, tecti. Inflorescentia (cyma) sub anthesi ± congesta, floribus ± ± numerosis, sat minutis, 1.3 mm in diam., bracteis foliaceis lobatisque. Pedicelli rubri, tenues, pilis densis breviusculis, subpatentibus, sursum directis, et glandulis minutis admixtis. Calyx herbaceus, 6(9) mm lg., fere patelliformis, sepalis lanceolatis, episepalis linearibus, quam sepala distincte brevioribus, acutiusculis, sicut hypanthium pilis subadpressis haud longis copiosis et brevibus, sparsioribus, nec non glandulis copiosis subsessilibus pellucidis tectis. Flores 9—11 mm lg. Petala flava, late obcordata, 5 mm lg. Antherae ovales vel breviter ellipticae, 0.5 mm lg. Stylus 0.9 mm lg., ad basin sensim dilatatus, in parte 1/5—1/4 inferiore longe et dense papillosus. Receptaculum pubescens. Fructus (maturi) ignoti.

Typus: «Alaska, Bendeleben Quad.: 18.5 miles SW of Deering near Utica Creek, 163°5′ W, 65°53′ N, 53 m s. m. (175 ft.). Gravel bar/mine tailing in river flood plain. 23 June 1978, fl., N 42, J. Wright (ALA)»: exemplaria 2 inferiora in charta herbaria, unacum exemplaribus 2 *Potentillae litoralis* Rydb. (= *P. virgulatae* A. Nels.) collecta.

E loco unico tantum cognita.

Affinitas. *P. furcatae* Pors. affinis, sed foliis radicalibus caulinisque profundius dissectis, parte indivisa foliolorum 1—2 mm lata (non 3—6 mm lata), segmentis sublinearibus obtusiusculis (nec lineari-lanceolatis, acutiusculis), subtus viridiusculis (nec albotomentosis vel incanis), petiolorum pilis brevioribus tenuioribusque, patentibus (nec subsetosis, sursum oblique directis), glandulis ubique magis copiosis, bractearum segmentis numerosioribus angustioribusque, stylis brevioribus ab ea differt. Ab *P. litorali* Rydb. foliis subpalmatis (non pinnatis), subtus laxe tomentulosis

(non sparse pilosis), petiolorum pilis brevioribus tenuioribusque patentibus (haud adpressis), inflorescentia laxiore, floribus minoribus, sepalorum pubescentia densiore, stylis crassioribus et ceteris facile distinguitur.

Необычный (I. Soják, устное сообщение) случай гибридизации между представителями секции *Tanacetifoliae* (*P. litoralis* Rydb.; синонимы *P. bipinnatifida* Dougl., *P. virgulata* A. Nelson) и секции *Niveae* (*P. arenosa* (Turcz.) Juz.). Пока я смог отыскать в коллекциях Музея Университета Аляски (ALA) всего 2 образца *P. arctoalaskensis*, смонтированных вместе с 2 образцами типичнейшего *P. litoralis*; оба растения, судя по данным этикетки, произрастали на вторичном экотопе — галечниковом «хвостохранилище» в пойме реки (в районе золотых приисков). Пока неясно, являются ли они выборкой из гибридогенной популяции или же гибридами F_1-поколения. От настоящего *P. litoralis* гибридные образцы отличались ложнопальчатыми (а не явственно перистыми) листьями, снизу с рыхлым войлочком (а не рыхлым почти прижатым опушением с обильной примесью сидячих железок и искривленных оттопыренных кратчайших волосков), оттопыренным более коротким опушением черешков (а не прижатым); более рыхлым и более мелко- и многоцветковым соцветием, более густым опушением чашелистиков, менее выпуклым гипантием, сильнее утолщенными к основанию столбиками и т. д. Многие из названных отличий от *P. litoralis* являются признаками сходства со вторым предполагаемым родителем (*P. arenosa*), от которого данный гибридный таксон в свою очередь отличается ложнопальчатыми (а не тройчатыми) листьями с гребенчато-надрезанными листочками, обилием мелких железок на всем растении, рыхлым «несовершенным войлочком», лопастными прилистниками и др. Гибридное растение собрано в зоне перекрытия ареалов обоих таксонов в северной части полуострова с низкогорно-равнинным и холмистым рельефом; однако *P. litoralis*, возможно, произрастает здесь исключительно или преимущественно на антропогенных экотопах.

Габитуально *P.* × *arctoalaskensis* имеет сходство с *P. furcata* — ксерофильным растением, обычным во внутренних и южных районах Аляски и, по всей видимости, представляющим собой гибридогенный вид на базе гибридизации того же *P. arenosa* из секции *Niveae* и *P. bimundorum* Soják (расы *P.* agg. *multifida* L. из секции *Multifidae*). (Кстати заметим, что вид *P. bimundorum* впервые был собран нами на п-ове Сьюард, на его северо-восточном «отростке» — п-ове Балдвин (Baldwin), близ крупного пос. Коцебу, на сухой приморской галечной гриве вместе с *P. litoralis*). При более внимательном сравнении обнаруживаются четкие отличия *P.* × *arctolitoralis* от *P. furcata*, перечисленные выше в разделе «Affinitas», и в частности более глубоко надрезанные листочки с почти линейными притупленными (а не линейно-ланцетными островатыми) сегментами, снизу зеленоватые (а не беловойлочные или седые), оттопыренное (а не косо вверх направленное), более тонкое и короткое опушение черешков, более обильные железки, более короткие столбики пестиков.

2. Potentilla murrayi Jurtz. sp. nov.

Planta hybridogena, inter *P. subvahlianam* Jurtz. e sect. *Niveae* Rydb. et *P. anachoreticam* Soják e sect. *Multifidae* Rydb. intermedia, humilis, 10—12(18) cm alta, pulvinata, caudice ramoso, caudiculis in parte superiore residuis foliorum emortuorum (vel rarius partibus eorum basalibus tantum) dense tectus. Folia radicalia ternato-quinata (7-nata) vel omnia ternata, 2—3 cm lg., ea 4—7-nata palmata, pseudopalmata vel breviter pinnata, foliolis 3 superioribus subaequalibus, cuneatis, foliolo terminali cum dentibus 5—7(9) oblongo-lanceolatis acutis flabelliformiter divergentibus (apicali lateralibus breviore, acutiusculo), parte media indivisa 2—4 mm lata, foliolis ceteris (quarto—septimo) multo minoribus, dentibus 1—4 ornatis. Petioli (sicut pagina superior laminae nec non nervi paginae inferioris) tomento laxiusculo vel dense obtecti pilis albis rigidiusculis haud longis (1—1.5 mm) dense vestiti et praeterea glandulis pellucidis minutis subsessilibus tecti. Stipulae dense adpresse pilosae, sicut sepala purpureae vel subvirides. Caules 1—2 flori, fructiferi (pedicellis inclusis) 10—12(18) cm alti, atro-purpurei, pedicellis subaequilongi vel eis paulo longiores, foliis 1—2, quam radicalia minoribus, segmentis paucioribus praediti sicut pedicelli pilis crispatis haud longis, haud raro pilis ± rectis, longis subpatentibus immixtis, laxe tecti. Episepala quam sepala paulo angustiora, sicut ea anguste lanceolata, acuta, 1—1.2 cm lg., pilis albis longis vix patentibus copiosis. Petala ad 8.5 mm lg., late obovata, flava. Antherae oblongae, 0.5—0.6 mm lg. Styli 1.2—1.3 mm lg., basi paulo dilatati, vix papillosi. Nuculae maturae 2 mm lg., semiovoideae (ventre truncatae), fusco-olivaceae, nervis tenuissimis obscuris.

Habitat in declivo septentrionali montium jugi Brooks nec non parte septentrionali peninsulae Sewardensis in rupibus et schistosis calcareis.

Typus: «Alaska, U. S. A. Philip Smith Mts Quad.: Mt Hultén, Dalton Highway, 68°27′ N, 149°18′ W, 1100 m s. m. Limestone scree. 02 Aug. 1986, fruct., N 9011, D. F. Murray» (ALA).

Affinitas. *P. dezhnevii* Jurtz. ex parte maxime-orientali peninsulae Tschukotskij et *P. pedersenii* Lynge ex Canada arctica et Groenlandia boreali affinis est, sed petiolorum pubescentia subsetulosa, breviore rigidioreque (non longe villosa, nec molli) ab eis bene differt.

Species nostra ad honorem collectoris Davidii F. Murrayi, florae Alaskae examinatoris, nominata est.

Paratypus: «Alaska, U. S. A., Bendeleben Quad.: the right bank area of Cottonwood River near the mouth of Trail Creek, 65°23′ N, 163°23′ W, limestone tors, 12 Jul. 1992, fl., N 92—10718, B. Yurtsev» (ALA).

По своему облику и экологии (известняковые останцовые скалы и осыпи) растение сходно с одним из предполагаемых родителей — *Potentilla subvahliana* Jurtz. из секции *Niveae*, однако существенно отличается от последнего присутствием у образцов типовой популяции из восточной части хр. Брукса коротко-перистых, ложнопальчатых и пальчатых листьев, верхние листочки которых (центральный и боковые) глубоко рассечены на 5—7 (9) сегментов. Это явственно свидетельствует о гибридогенности растения и об участии в его генезисе родителя из секции *Multifidae*. Учитывая характер рассечения листочков (до 9 продолговато-ланцетных сегментов, почти доходящих до срединной жилки), мы, скорее всего, должны заподозрить участие в гибридогенезе восточно-сибирского [1] (преимущественно чукотского) вида *P. anachoretica* Soják — растения останцовых скал, которое недавно было найдено на хр. Брукса (158°20′ з. д.). Это растение — участник многочисленных гибридогенных комбинаций с видами секции *Niveae* (Юрцев, 1984). Другие мыслимые кандидатуры — высокоарктический циркумполярный вид *P. pulchella* R. Br. и амфиберингийский гипоарктический вид *P. bimundorum* Soják — менее вероятны, если исходить из их морфологических, географических и экологических особенностей.

С некоторым колебанием я отнес к тому же гибридогенному таксону растение известняковых скал в северно-центральной части п-ова Сьюард, близ палеолитической стоянки человека в пещерах на р. Трэйл-Крик (Trail Creek), сходное с типовыми образцами по основному комплексу признаков, но имеющее только тройчатые листья, как правило, недолго сохраняющиеся.

По комбинации предполагаемых родителей вид *P. murrayi* близок к *P. dezhnevii* Jurtz., описанному со скал из известняковых каньонов рек Чегитунь и Утавеем на северо-востоке Чукотского п-ова. Однако он хорошо отличается от последнего не только меньшими размерами (более сходными с таковыми у *P. subvahliana*), но и характером опушения черешков — более коротким и жестковатым (а не удлиненным, мягким). Представляется вполне правомерным предположение, что на основе сходной гибридной комбинации эволюция в изолированных малых популяциях могла привести к формированию нетождественных гибридогенных видов.

---

[1] В последнее время морфологически несколько уклоняющаяся популяция *P. anachoretica* обнаружена Е. Поспеловой в Таймырском государственном заповеднике на отрогах гор Бырранга. В связи с этим существенно сокращается просвет между ареалом *P. anachoretica* — ранее известным крайне западным местонахождением на горном правобережье р. Лены к северу от о-ва Тит-Ары — и восточным фрагментом ареала близкого вида *P. lyngei* Jurtz. et Soják на Новой Земле.

3. **Potentilla brooksensis** Jurtz. sp. nov. [sect. *Tanacetifoliae* (Th. Wolf) Juz.].

Planta humillima, 5—9 cm alta, perennis, glandulis minutis pellucidis subomnino tecta. Caudex multiceps, caudiculis crassis. 7—12 mm in diam., atro-brunneis. Folia radicalia (2)3—4 rosulata, erecta vel basi arcuata, 3—4 cm lg., imparipinnata vel raro ternata, foliolis (3)5—7(8), oblanceolatis, terminali 5—7 dentato decurrenti, laterilibus inferioribus minoribus, obovatis, infimis dentibus (1)2—4 dentatis, oblongis triangularibusve, 2—3 mm lg., rotundatis acutatisve, parte media indivisa 2.4—3 mm lt., utrinque glandulis minutis copiosis tectis, juvenilibus praeterea sparse breviter pilosis, subtus secus nervos eminentes puberulis, marginibus vix convolutis. Stipulae ad 6 mm lg., cauli adnatae, inter se alte connatae, a basi triangulari sensim angustatae, nervo unico viridi, membranaceae, breviter glandulosae, parviciliatae. Petioli 1—1.5(2) cm lg., ad basin dilatati, vaginati, nervis 3, sicut stipulae haud persistentes, sicut folii rachis parviglandulosi et praeterea puberuli, pilis longioribus patentibus et arcuate curvatis admixtis. Caules 5—9 cm alti, e basi arcuata erecti, 0.7—0.8 mm in diam., purpurei, foliis caulinis 4 (bracteis foliaceis 2 inclusis), inferioribus 2—3 breviter pinnatis, supremo ternato, pilis brevibus patentibus vel (in caulis partibus inferioribus) recurvatis et longioribus plus minusve patentibus, ad basin foliorum caulinorum, sicut in pedicellis, densioribus; stipulis ovatis, in segmenta acuta 2—3 ad mediam divisis. Pedicelli 5—7 mm lg., ad apicem paulo incrassati, ei florum lateralium bracteolis foliaceis 2 instructi. Flores ca. 1 cm in diam., in inflorescentia bini-guaterni raro solitarii. Hypanthium phialiforme, dense breviter patenter pubescens. Sepala viridia, glabriuscula, parviciliata, extus parviglandulosa, triangulari-ovata, basi dilatata, 2.8—3(4) mm lg., episepala 2—3 mm lg., oblongo-elliptica, obtusata, integra vel rarius bilobata. Petala ca. 5 mm lg., obovato-cordata, quam sepala distincte longiora, flava. Stamina 15 (—?), antheris luteis, ovato-obcordatis, 0.6—0.7 mm lg., filamentis longioribus, ca. 2 mm lg., brevioribus 1.3 mm lg. Pistilli numerosi; styli subterminales, ca. 1.2 mm lg., filiformes, in quadrante inferiore valde dilatati et longe papillosi. Receptaculum laxe pilosum.

Typus: «Alaska, USA. Mt. Michelson Quod.: Hulahula River area, 69°20′ N, 144°30′ W, 12 July 1976, fl. et defl., N V 98219, H. Haid» (ALA).

Affinitas. A *P. pensylvanica* L. et *P. nudicauli* Willd. ex Schlecht. (emend. Soják) statura valde humiliore gracilioreque, dimensionibus omnium partium multo minoribus, caulibus (1)2—4-floris (nec multifloris), petalis quam sepala distincte longioribus et ceteris facile distinguitur; a forma typica speciei prioris pubescentia foliolorum praeterea plus minusve inconspicua differt.

E loco unico tantum cognita.

Это миниатюрное растение по всем основным признакам принадлежит к секции *Tanacetifoliae*, объединяющей, как правило, рослые, «грубой текстуры» многолетние травы. Из 2 обычных на Аляске видов этой секции — *P. pensylvanica* L. (общего с таковым внутренних районов Азии) и уже упоминавшегося *P. litoralis* Rydb. — исследуемый вид по основным признакам значительно ближе к *P. pensylvanica*, несмотря на обильную железистость всего растения, в сочетании со скудным опушением (для *P. pensylvanica* характерно густое опушение листьев с нижней стороны не только по выступающим жилкам, но и по всей поверхности: опушение имитирует войлочное, хотя образовано слабо извилистыми (а не паутинистыми) отстоящими волосками). Другие отличительные признаки *P. brooksensis* — миниатюрные размеры, стройный облик, цима из небольшого числа цветков (реже цветки одиночные), и особенно размеры лепестков (они заметно длиннее чашелистиков). Этот комплекс отличительных признаков, вероятно, сформировался в результате ускоренной эволюции в маленькой изолированной краевой популяции. Дальнейшие флористические исследования в хр. Брукса и соседних районах (горы Ричардсона, Британские горы) могут доставить ценный материал для суждений о происхождении этого растения и для его кариологического изучения.

4. **Potentilla subgorodkovii Jurtz. sp. nov.** [sect. *Niveae*].

Planta hybridogena, inter *P. subvahlianam* Jurtz. et *P. crebridentem* Juz. subsp. *hemicryophilam* Jurtz. intermedia. A specie priore, cui proxima est, petiolis laxe patenter pilosis nec non breviter tomentosis (non dense patenter pilosis), foliorum caulinorum stipulis extus laxe tomentosis, foliolis foliorum radicalium minus profunde dissectis, stylis ad basin magis dilatatis, magis distincte papillosis et ceteris differt; a specie posteriore habitu, pubescentia mixta petiolorum et ceteris valde distat. A *P. gorodkovii* Jurtz. (*P. uniflora* Ledeb. × *P. crebridens* Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz.) caudiculis pro more columnaceis, reliquis foliorum emortuorum totorum in partibus superioribus tectis, statura minore pulvinata et ceteris magis distat.

Habitat in Alaska arctica et subarctica in jugis montium Brooks et Alaskensi sicut in peninsula Seward nec non in Terra Tschuktschorum pro more in solis calcareis.

Typus: Alaska, «Sheenjek River north of junction with Old Woman Creek. In areas of dry moss and *Dryas* plants: on steep S-facing slope of 1st Mountain, 68° 22′ N, 143° 55′ W, 3400 ft., 22 VI 1956, fl. B. Kessel» (ALA).

Паратипы (paratypi): Alaska: Shavrovik, ca. 69 1/2° N, ca. 148° W, 13 VI 1947, N 264, fl., L. and M. Spetzman; Ikpikpuk River Quad: Kolaktak Test Well, 69° 46′ N, 154° 37′ W, 60 m s. m., Ikpikpuk River sand dunes and tussock tundra, 31 VIII 1979, fruct., N 7099, D. Murray, A. Johnson; Mc Crath Quad.: vicinity of Post Lake, Mountains SE of lake, 62° 08′ N, 153° 27′ W, 1160 m s. m., snow melt comm. and *Dryas*-heath tundra, 29 VI 1983, N 794, fl., C. Parker; upper Tin Creek, 62° 23′ N, 153° 40′ W, 900—1220 m s. m., *Dryas*-heath-low shrub tundra mat on mixed limestone-volcanic rubble slope, 23 VI 1983, fl., N 601, C. Parker; Seward Peninsula: Bendeleben Quad.: Serpentine Hot Springs vicinities, 23 VI 1987, fl., N 87—127, S. Kelso; Solomon Quad.: Vabm Bluff, 64° 34′ N, 163° 43′ W, near edge of S-facing sea cliff between Koyana Creek and the mining camp at Daniels Creek, 15—90 m s. m., fl., VII 1987, S. D. Kildaw; vicinity of Bluff, 64° 32′ N, 163° 45′ W, 62 m s. m., dry rocky slopes and ridges, *Dryas*-lichen-herbaceous vegetation, 30 V 1988, fl., D. Kildaw.

Чукотка (Terra Tschuktschorum arctica, LE): Центральная Чукотка, нижнее течение р. Рывеем близ пос. Ленинградский, правобережье, верховье ручья Северного, щебнистая горная тундра, 19 VIII 1973, незр. пл., С. Баландин, А. Сытин, Б. Юрцев (вместе с *P. subvahliana*); Восточная Чукотка, южные отроги хр. Искатень, побережье залива Креста близ пос. Эгвекинот, правобережье р. Нырвакиннотвеем у 13 км трассы, восточный склон, щебнисто-мелкоземистый делювий андезита, 27 VIII 1967, вегет., А. Коробков, Б. Юрцев (совместно с *P. subvahliana*).

Гибридогенный вид, по облику и многим диагностическим признакам очень сходен с *P. subvahliana* Jurtz. (стержнекорневым, подушковидным горным кальцефильным растением, плотные дерновинки которого распадаются на отдельные «столбики», или «колонки», из-за очень редкого ветвления укороченных моноподиальных побегов, одетых чехлом из не опадающих в течение нескольких—многих лет, целиком сохраняющихся довольно мелких листьев; подробнее см.: Юрцев, 1984 : 195). Отличается от него прежде всего коротким войлочным опушением черешков в сочетании с неплотными оттопыренными волосками (у *P. subvahliana* черешки плотно оттопыренно волосистые, без войлочного опушения), обычно наличием рыхлого войлочного опушения на прилистниках немногочисленных листьев, менее глубоко надрезанными листочками, часто сильнее расширенными к основанию столбиками с лучше развитыми железистыми сосочками (в общем немногочисленными). У части особей отмершие листья сохраняются в течение немногих лет; у 2 образцов с южного побережья п-ова Сьюард отмершие листья не сохраняются. От второго родителя (*P. crebridens* Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz. или гибридогенного *P. nivea* L. apud Juz.[2] subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz., также несущего гены *P. crebridens* (Юрцев, 1984; Soják, 1989)) описываемый гибридогенный вид отличается более явственно прежде всего подушковидным обликом, уменьшением числа стеблевых листьев и цветков, обилием прямых волосков на черешках (наряду с паутинистыми), формой чашелистиков и т. д.

От гибридогенного вида *P. gorodkovii* Jurtz., сформировавшегося, по всей видимости, на базе былой гибридизации *P. uniflora* Ledeb. (вида, близкого к *P. subvahliana* и часто замещающего последний на кислых горных породах) и *P. crebridens* subsp. *hemicryophila* (или *P. nivea* subsp. *mischkinii*), *P. subgorodkovii* также отличается структурой своего подушковидного каудекса, распадающегося на характерные «колонки» с неопадающими листьями (см. выше), более мелкими размерами и меньшим числом листьев, обычно меньшим числом зубчиков листочков и др.

P. subgorodkovii первоначально был выявлен только на Аляске (хр. Брукса — восточные районы, западные отроги Аляскинского хр.; п-ов Сьюард — южное побережье и район Серпентиновых горячих ключей (Serpentine Hot Springs) в северо-центральной части полуострова), но затем был обнаружен и среди фондовых материалов (LE) по *P. subvahliana* с Чукотки (север Чукотского нагорья на Центральной Чукотке и залив Креста в районе пос. Эгвекинот), в обоих случаях он найден вместе с образцами типичного *P. subvahliana*. Можно ожидать его обнаружения и в других районах Центральной, Восточной и Южной Чукотки (и на о-ве Врангеля), где встречаются совместно *P. subvahliana* и *P. crebridens* subsp. *hemicryophila* (или *P. nivea* subsp. *mischkinii*).

5. **Potentilla villosula Jurtz. subsp. congesta Jurtz. subsp. nov.** — *P. villosa* auct. non Pall.

A forma typica, subsp. *villosula*, statura humiliore, habitu pulvinato, caudiculis residuis foliorum emortuorum longe obtectis, foliis minoribus brevioribusque, caulibus floriferis brevioribus, saepius unifloris (raro bifloris, rarissime 3-floris), floribus constanter erectis (sed non interdum sub anthesi vix nutantibus) differt. A *P. subgorodkovii* Jurtz. (*P. subvahliana* × *P. crebridens* subsp. *hemicryophila*) caudiculis haud columnaceis, foliorum laminis crassioribus, foliolis minus profunde incisis, nervis subtus eminentibus, supra densius adpresse pubescentibus, griseo-viridibus, foliorum caulinorum stipulis sicut episepala latioribus, saepe obtusiusculis, nuculis superne necnon ad basin pilis solitariis interdum instructis facile distinguitur.

Habitat in peninsulis Tschukotskyi et Seward in tundris saxosis necnon in glareis denudatis in solis acidis.

Typus: Peninsulae Tschukotskyi extremitas australi-orientalis, in vicinitate fontium thermalium Czaplinensium (64° 25′ lat. bor., 172° 30′ long. occid.), in declivis boreali-orientalibus montis, ad fontes vergentibus, 14 VIII 1956, fruct., B. A. Tikhomirov, V. A. Gavrilyuk (LE).

Тип: Чукотский п-ов, юго-восточная оконечность. Окр. Чаплинских горячих источников (64° 25′ с. ш., 172° 30′ з. д.), на северо-восточных склонах сопки к пойме горячих источников, 14 VIII 1956, пл., Б. Тихомиров, В. Гаврилюк.

---

[2] Во избежание возможной путаницы я сохраняю широко принятые у нас и за рубежом названия *P. arenosa* (Turcz.) Juz. и *P. nivea* L. (apud Juz.!), хотя J. Soják (1989) представил серьезные аргументы в пользу того, что Линней под названием *P. nivea* L. описал ... *P. arenosa* (Turcz.) Juz. Принятие этой точки зрения должно повлечь лавину переименований. Подробнее см.: Soják, op. cit.

Паратипы (paratypi). Чукотский п-ов (LE): оз. Сеутакан, 30 VI 1971, Н. Сухорукова, Ю. Кожевников; там же, р. Курортная, 30 VI 1971, они же; устье р. Чегитунь, 6 и 7 VIII 1971, Н. Секретарева, А. Сытин, Б. Юрцев; гора Инчоунэй, 15 и 19 VIII 1971, они же; пос. Наукан, 17 VII 1958, Б. Тихомиров; бухта Пуотен, 7 VII 1958, № 328, Т. Дервиз-Соколова; пос. Лаврентий, 3 VII 1973, П. Жукова, Н. Секретарева, В. Разживин, Б. Юрцев; отрог хр. Тенианый близ устья р. Кукунь, 18 VII 1972, они же; бухта Провидения, 5 VIII 1973, К. Яковлев; бухта Эммы, 8 VII 1958, Б. Тихомиров; там же, 11 VIII 1956, Б. Тихомиров, В. Гаврилюк; между бухтой Эммы и оз. Истихед, 8 VII 1971, Н. Секретарева, А. Сытин, Б. Юрцев.

П-ов Сьюард (ALA), сборы Б. А. Юрцева вместе с D. F. Murray и S. Kelso, VII, 1992: Lost Jim Lava Flow west of Imuruk Lake, on basaltic lava, 13 VII, N 10743; Quartz Creek Camp, the Ogotorok River valley, 15 VII, N 10845; Salmon Lake, the eastern foot of Kigluaik Mts. on shist, 21 VII, N 10978; the western coast of the southern Killeak Lake, on bare gravels and volcanic ash, 26 VII, N 11102; Sturgeon Ridge on the eastern coast of Kuzitrin Lake, on granit rocks, 30 VII, N 11201.

Типовой подвид — *P. villosula* subs. *villosula* — в районе наших исследований (северная и центральная части п-ова Сьюард, преимущественно в границах заповедника «Берингийский мост суши» («Bering Land Bridge National Preserve»)) оказался более редким (единственная серия в наших сборах: Serpentine Hot Springs area, on granit cliffs, 17 VII 1992, N 10909, ALA). Он отмечался также на южном побережье южного из двух озер Киллеак (Killeak Lakes) близ истоков р. Кугачук (Kougachuk River) и довольно обычен в сборах с гор юго-западной и южной Аляски.

В ходе обработки рода *Potentilla* для вып. IX «Арктической флоры СССР» (Юрцев, 1984 : 151, примечание) мною были встречены в сборах с Чукотского п-ова достаточно многочисленные серии образцов (перечисленные выше как паратипы) с диагностическими признаками *P. villosula* Jurtz. (плотные, неглубоко надрезанные пластинки листьев с сильно выступающими снизу жилками, широкие прилистники стеблевых листьев, чашелистики и наружные чашелистики; частое присутствие одиночных волосков на орешках), но образующих подушковидные дерновинки с не опадающими в течение нескольких лет, обычно более мелкими, чем у типа, листьями, сходных по своему общему облику с *P. subvahliana* Jurtz.; высказано предположение о гибридном происхождении этих образцов: *P. villosula* × *P. subvahliana*. От типовой формы *P. villosula* это растение отличается также более низкими цветоносами, как правило, с 1 (реже 2) верхушечным цветком, не поникающим при цветении; короткое войлочное опушение на более коротких, чем у типа, черешках нередко доходит почти до основания черешка. От *P. subgorodkovii* то же растение отличается (помимо названных выше общих диагностических признаков *P. villosula* s. l.) подушковидными дерновинками, не распадающимися на «колонки».

В настоящее время известно значительное число популяций данного таксона, тяготеющих к азиатскому и американскому побережьям Берингова пролива, с достаточно хорошо выраженным комплексом отличий от типовой формы *P. villosula*. Впрочем, границы с нею не резкие: в частности, и у типовой формы при произрастании на скалах иногда можно встретить неопадающие отмершие листья (в ограниченном количестве). Отличия же от *P. subvahliana* и *P. subgorodkovii* значительно более устойчивые и касаются диагностических признаков; к тому же вид *P. villosula* s. l. приурочен к кислым почвам, а оба названных выше вида — к карбонатным. Поэтому накопленные к настоящему времени данные заставляют признать подушковидное растение из родства *P. villosula* Jurtz. его эколого-географической расой и присвоить ему ранг подвида — subsp. *congesta* Jurtz. В вып. IX «Арктической флоры СССР» (Юрцев, 1984 : 192) мною высказано предположение о гибридогенной природе *P. villosula*

s. str. на основе древней гибридизации *P. villosa* Pall. (диплоид с 2n = 14) и *P. uniflora* Ledeb. (тетраплоид, как и *P. villosula*). В последнее время удалось выяснить, что камчатско-корякский вид *P. vulcanicola* Juz., описанный с Камчатки и обнаруженный впоследствии в низовьях р. Пенжины, на Корякском нагорье, в низовьях р. Анадырь (на запад до Усть-Бельских гор и хр. Пекульней), широко распространен и на Чукотском п-ове (на запад до его перешейка; см.: Кучеров, 1993), а также на арктической Аляске (в западных районах) и в западной части Аляскинского хр. (в высокогорьях).[3] Вид этот по общему облику (более рослые растения обычно с несколькими цветками на одном стебле) и по примеси войлочка в опушении верхней части черешков более, чем *P. uniflora* Ledeb., сходен с *P. villosula* subsp. *villosula*. Но самый веский аргумент в пользу родства обоих амфиберингийских видов (*P. vulcanicola* и *P. villosula* s. l.) — наличие у обоих опушения на завязях и орешках (признака, примитивного в этом роде, свойственного близкому роду *Pentaphylloides* Duham, а также подроду *Micropogon* Bunge и группе *Eriocarpae* Th. Wolf., но в секции *Niveae* проявившегося лишь в данной продвинутой группе, возможно, как атавистический). У *P. vulcanicola* это — устойчивый признак, у *P. villosula* — факультативный, но достаточно распространенный как у чукотских, так и у аляскинских популяций, причем число волосков заметно меньше: нередко волоски единичные близ основания столбика и(или) в нижней части орешка. Поэтому логичнее предположить, что вторым компонентом гибридной комбинации, приведшей к появлению *P. villosula*, был не *P. uniflora* Ledeb., а родственный ему океанический вид *P. vulcanicola* Juz.

В заключение назову еще 2 растения Аляски, гибридное происхождение которых вероятно, хотя недостаточность увиденного материала удерживает меня от описания их под бинарным названием. Общим компонентом в обеих предполагаемых гибридных комбинациях является *P. subvahliana* Jurtz.

6. *P. subvahliana* Jurtz. × ? *P. arenosa* (Turcz.) Juz. (sect. *Niveae* Rydb.).

Alaska, Beechey Point Quad.: Prudhoe Bay, Betty pingo (N 3) near Pad Y. 70° 17′ N, 148° 54′ W, 22 m s. m., 2 VIII 1983, fr. immat., N 159.3, M. D. Walker (ALA).

По форме листьев, наличию чехла остающихся листьев и другим признакам напоминает *P. subvahliana* (приморская низменность в районе шельфовых нефтяных промыслов у залива Прудо-Бей (Prudhoe Bay) сложена карбонатными рыхлыми наносами). Однако число цветков — до 3 на одном цветоносном стебле; на центральных листочках тройчатых листьев зубчики более многочисленные — до 4(5) с каждой стороны, зубчики длинные и круто отходящие (не дланевидно-растопыренные); столбик пестика около 1 мм дл., с крупными железистыми сосочками на расширенном основании.

7. *P. subvahliana* Jurtz. (sect. *Niveae*) × ? *P. hyparctica* Malte (sect. *Aureae* Th. Wolf).

Alaska, Mc Carthy Quad.: Vicinity of the Russel Glacier terminus, upper White River Valley, 61° 42′ N, 141° 45′ W, 11 VIII 1968, fr. immat., N 2207, D. F. Murray (ALA).

Листья остающиеся, снизу седоватые (с просвечивающей зеленой пластинкой). Столбики пестиков 1.2 мм дл., очень слабо расширенные к основанию, с едва развитыми единичными сосочками.

В случае подтверждения специфических особенностей обоих предполагаемых гибридов на большем материале (по обе стороны Берингова пролива) они могут быть описаны как гибридогенные виды.

---

[3] Соответствующие местонахождения будут приведены в следующей публикации, посвященной видам рода *Potentilla*, новым для Северной Америки.

Считаю своим приятным долгом выразить глубокую признательность куратору Гербария Музея Университета Аляски в Фэрбэнксе проф. David F. Murray за организацию поездок на Аляску, разностороннюю помощь при работе в поле и в Гербарии. При работе в Гербарии мне постоянно и эффективно помогали также сотрудники Музея д-р Barbara M. Murray, Carolyn Parker и Allan Batten. Хочется отметить действенную помощь в финансировании поездок, оказанную д-ром Jerry Brown (National Science Foundation, USA), д-ром Dennis Galvin (National Park Service) и особенно д-ром Dale Taylor — непосредственным организатором полевых работ в августе 1990 г. и июле—начале августа 1992 г. Как и прежде, весьма ценными были консультации монографа рода *Potentilla* д-ра I. Soják (Прага). На заключительном этапе работа получила финансовую поддержку Фонда Дж. Сороса и Российской академии естественных наук.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кучеров И. Б. Дополнения и уточнения к списку локальной флоры окрестностей Амгуэмского моста (Чукотка) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 126—134. — *Юрцев Б. А.* Род 9. *Potentilla* L. — Лапчатка // Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1984. Вып. IX. Ч. 1. С. 137—234. — *Юрцев Б. А.* Рабочее совещание «Панарктические флоры и фауны» (Москва, 25 II—1 III; Ленинград, 4—6 III 1991) // Бот. журн. 1992а. Т. 77. № 8. С. 140—144. — *Юрцев Б. А.* Второе российско-американское рабочее совещание по проекту «Панарктическая биота» (Санкт-Петербург, 3—8 февраля 1992 г.) // Бот. журн. 1992б. Т. 77. № 11. С. 148—151. — *Soják I.* Notes on *Potentilla* (*Rosaceae*). VIII. *P. nivea* L. agg. // Conservatoire et Jardin Botaniques de Genève. 1989. P. 741—762.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 19 V 1993

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(470.13)

© 1993

К. А. Волотовский, Л. В. Кузнецова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА АЛДАНСКОМ НАГОРЬЕ И ХРЕБТЕ ТОКИНСКИЙ СТАНОВИК

K. A. VOLOTOVSKY, L. V. KUZNETSOVA. FLORISTIC FINDINGS IN THE ALDAN HIGHLAND AND TOKINSKY STANOVIK RANGE

Сообщаются данные о 37 редких для Якутии таксонах сосудистых растений, 8 из которых приводятся для республики впервые.

Одним из результатов изучения растительного покрова юго-востока Якутии в 1991—1992 гг. стали новые интересные флористические находки. Впервые для республики приводятся 8 видов сосудистых растений (отмечены в тексте звездочкой). Материал хранится в гербарии Якутского института биологии СО РАН (г. Якутск), часть дублетов передана в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и Центрального сибирского ботанического сада (NW). Авторы благодарны Б. А. Юрцеву и Н. Н. Цвелеву за уточнение определений некоторых видов.

Botrychium boreale Milde. Изредка встречается на олуговелом влажном мелкоземе крутого южного склона делювиального шлейфа под скалами кара (подгольцовый пояс, 1500 м абс. выс.). Исток р. Саламы, Алдано-Учурский хр. Второе местонахождение в Якутии (Волотовский, 1991).

B. lanceolatum (S. G. Gmel.) Ångstr. Там же, где первый вид. Редко. Также второе местонахождение в Якутии (Волотовский, 1989).

Asplenium viride Huds. В трещинах известняковых валунов на курумнике в верхней части таежного пояса (980 м абс. выс.). Единичная группа. Исток ключа Амурского в 30 км южнее г. Алдана. После А. К. Каяндера (Hamet-Ahti, 1970) вид найден в Якутии лишь в последнее время в окр. г. Алдана (Флора Сибири, 1988а) и в верховьях р. Амги и соседней р. Туолбы в аналогичных местообитаниях.

Cryptogramma raddeana Fomin. Там же, где гроздовники, на щебнистых «пятачках» среди камней. Нередко. Один из очень немногих видов, строго специфичных для подгольцового пояса в Якутии (как и за ее пределами). Обычен для гор бассейна верхнего Алдана, единожды найден в Западном Верхоянье (Волотовский, 1987, 1989, 1991).

Juniperus davurica Pall. Остепненные редкотравные сосняки, петрофитные степи, на каменистых склонах световых экспозиций. Обычен, иногда массов на карбонатных породах в бассейне р. Гыным, редок по р. Учур ниже р. Гыным. По данным П. В. Голякова (устное сообщение), обычен также в аналогичных местообитаниях бассейна р. Олекмы.

* *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv. Высокая пойменная терраса р. Алдан (300 м) в 10 км ниже г. Томмота, на пашне, в посевах овса как сорное. Нередко. Ближайшие местонахождения — юг Бурятии, Иркутской, Читинской, Амурской областей.

Cinna latifolia (Trev.) Griseb. Аянский ельник папоротниково-хвощево-вейниковый, дренируемый эфемерными ключиками, 1050 м абс. выс. Необильно. Хр. Токинский Становик, близ оз. Малое Токо. Смешанный лес с преобладанием ели сибирской (с елью аянской, пихтой сибирской, лиственницей Каяндера, березой плосколистной) разнотравно-вейниковый в пойме р. Холодной (Томмотская гряда), 730 м над ур. м. Необильно.

Agrostis scabra Willd. Сырые песчаные и песчано-галечниковые берега ручьев и рек, до 1140 м абс. выс. Встречается редко, обилен. Окр. г. Томмота; пос. Эльга (Токинская котловина). В Якутии известен уже из пяти точек (Флора Сибири, 1990; Волотовский, 1991), все — в окрестностях населенных пунктов. Вероятно, заносный натурализовавшийся вид.

Festuca chionobia Egor. et Sipl. Щебнистые сухие и умеренно влажные склоны выше 1400 м над ур. м. (подгольцовый пояс), в истоке р. Или, Алдано-Учурский хр. Как и в Приохотье (Шлотгауэр, 1990), в Якутии этот вид известен только с наиболее массивных поднятий Алданского нагорья.

Baeothryon caespitosum (L.) A. Dietr. Заболоченный берег р. Большой Туксани (хр. Токинский Становик), 1470 м над ур. м. Обильно. Низинное волосисто-плодно-осоково-дрепанокладусовое болото, питаемое жесткими водами. Истоки р. Орто-Салаа (в 25 км к югу от г. Алдана), около 890 м над ур. м. Обильно. В гербарии Якутского института биологии имеются сборы из окр. пос. Нагорного (Флора Сибири, 1990), а также из вблизи расположенного пос. Золотинка (коллектор А. К. Коноровский) и с хр. Улахан-Чистай, система хр. Черского (коллектор Б. А. Юрцев), всего пять местонахождений.

Scirpus maximowiczii Clarke. По замшелым краям и в трещинах мокрых скальных плит, во влажных осоково(*Carex rigidioides*)-моховых тундрах на седловинах, 1500—1650 м над ур. м. Обычен на Алдано-Учурском хр. Интересна находка вида в высокой пойме р. Алдан в 10 км ниже г. Томмота на мокром заиленном берегу эфемерного ручья среди разреженного разнотравья (300 м над ур. м.). По-видимому, реликтовое. Необильно.

Carex buxbaumii Wahlenb. Мокрый песчано-илистый берег в устье р. Или (бассейн р. Учур), 350 м над ур. м. Обильно. В Якутии встречается только в районах распространения карбонатных пород (обнаруженное нами местонахождение является четвертым).

C. kreczetoviczii Egor. Закустаренный мокрый берег безымянного ручья близ верхней границы леса (1140 м над ур. м.) у пос. Эльга, Токинская котловина. Обильно. Третье местонахождение в Якутии. Был известен из окр. пос. Малый Нимныр (Флора Сибири, 1990) и с хр. Токинский Становик (Волотовский, 1989).

**Clintonia udensis* Trautv. et Mey. Аянские ельники и шерстистоберезовые леса папоротниково-разнотравные близ верхней границы леса (650—700 м над ур. м.) на северо-восточной окраине Алдано-Учурского хр. (р. Садарах и др.). Редко, необильно. Этот восточноазиатский океанический вид в Якутии носит реликтовый характер, и находка его является еще одним подтверждением правомерности отнесения Алданского нагорья к востоку от р. Тимптон к Дальневосточной, а не Восточносибирской области. Характерно, что этот участок хребта отличается относительно высокой влаго- и теплообеспеченностью. Косвенным показателем этого является чрезвычайно высокая для Якутии активность ряда (суб)океанических видов и мезофитов, которые в Южной Якутии находятся на северной границе ареала, а основная часть их ареала приходится на подзону южной тайги и южнее (*Picea ajanensis*, *Betula lanata*, *Rhododendron aureum*, *Smilacina davurica*, *Mertensia rivularis*, *Aruncus asiatica*, *Orthilia secunda*, *Phegopteris connectilis*, *Dryopteris expansa*, *D. filix-mas*, *Cystopteris montana*, *C. sudetica*, *Athyrium filix-femina*, *Diplazium sibiricum* и др.). Верхняя граница леса проходит низко для этой широты (ниже 1000 м над ур. м. на южных склонах). Если учесть отсутствие в рельефе следов оледенений, то можно предположить, что этот участок являлся рефугиумом для южных темнохвойнотаежных видов во время плейстоценовых похолоданий.

Клинтония здесь нормально цветет и плодоносит. Собрана 30 VII в фазе незрелых плодов. Ближайшее местонахождение — в 350 км к юго-востоку, на Ушканском хр., юго-западный Джугджур (Шлотгауэр, 1978).

Herminium monorchis (L.) R. Br. Сырые замшелые берега водотоков в таежном поясе нагорья, в районах распространения карбонатных пород. Обычен.

Listera savatieri Maxim. ex Kom. Аянский ельникируснично-гилокомиевый, на конусе выноса хр. Токинский Становик, около 1050 м над ур. м. Единично. Ранее в Якутии был известен из аналогичного местообитания только в низовьях р. Учур (Красная книга ..., 1987).

Parietaria micrantha Ledeb. На тонком слое мелкозема в нише гранитной скалы (230 м над ур. м.) в устье р. Чюльбю (правый приток р. Учур). Обильно. Шестое местонахождение в Якутии.

Rumex jacutensis Kom. Сырые ерниковые осоково- и кустарничково-моховые листвяги по рекам Или, Гыным. Обычен.

Aconogonon amgense (Michal. et Perf.) Tzvel. Обычен по рекам Или, Гыным в районах распространения карбонатных пород; близ устья р. Гыным найден также на гранитах. В листвягах и сосняках на каменистых почвах. Везде необильно. Однако наилучшего развития достигал в более увлажненных местообитаниях — листвягах дюшекиевых разнотравно-голубичных или голубично-моховых. Прослежен до высоты 580 м над ур. м.

Arenaria redowskii Cham. et Schlecht. Петрофитная степь на южном каменистом известняковом склоне; правый берег р. Гыным напротив устья р. Сеймдже, около 300 м над ур. м. Единично (коллектор А. В. Протопопов).

Trollius aldanensis Volot. Субальпийские луга, сырые берега каровых озер, вдоль ложбин стока на склонах и на влажном мелкоземе скальных уступов в подгольцовом поясе Алдано-Учурского хр. (истоки р. Или). Обычен, местами обилен.

Aquilegia glandulosa Fisch. ex Link. Доминант субальпийских лугов в юго-западной части Алдано-Учурского хр. (истоки р. Или). Часто, обильно. Отмечены альбиносы.

Saxifraga melaleuca Fisch. ex Spreng. Вдоль ключиков, дренирующих днища каров, и по мокрым замшелым эрозионным ложбинам на склонах в гольцовом поясе Алдано-Учурского хр. Обычен. Известен также на хр. Токинский Становик (Волотовский, 1989). Северо-восточная граница ареала.

S. merckii Fisch. ex Sternb. Хионофильные ивково-моховые тундры, сырые мелкоземистые берега ручьев, эрозионные ложбины в подгольцовом и гольцовом поясах. Обычен. Изредка на наледных полянах в верхней части таежного пояса (1050 м над ур. м.). Алдано-Учурский хр., истоки р. Или.

**Potentilla canescens* Bess. Залежь на пологом южном известняковом склоне Радио-горы, г. Алдан. Найден единственный экземпляр в фазе цветения (4 VII 1991). Вероятно, заносный вид. Ближайшее местонахождение — пос. Бодайбо (Флора Сибири, 1988б).

Viola kusnezowiana W. Beck. Кроме хр. Токинский Становик, где вид весьма активен на сырых замшелых скалах, в каменноберезовых, пойменных лесах, ольховниках и на субальпийских лугах; найден у подножия хр. Токинский Становик в Токинской котловине на меловых песчаниках. Аянский ельник разнотравный, в ложбине, дренируемой эфемерными ключиками, 1100 м над ур. м., правый берег р. Ундыткан. Обильно.

Anoplocaryum compressum (Turcz.) Ledeb. Влажный мелкозем в тенистых нишах гранитных скал (400 над ур. м.) на левом берегу низовьев р. Гыным в 0.5 км выше устья р. Мегюскян; с цветками и незрелыми плодами. Группой. Ранее был найден П. В. Голяковым в Олекминском заповеднике в аналогичных местообитаниях (реки Тас-Хайко и Крестях). Изолированные местонахождения, оторванные от основной части ареала рода (Северная Монголия, Тува) почти на 1500 км. По-видимому, реликт. Подобные дизъюнкции на нагорье имеют *Melica turczaninowii*, *Trifolium eximium*, *Anoplocaryum elenae* (тип: LE).

Якутские образцы отличаются от типичных неолиственными или слабо олиственными соцветиями, но такие растения, судя по материалам Гербария БИН (LE), изредка встречаются и в основной части ареала.

Mertensia rivularis (Turcz.) DC. Встречается в Якутии на хр. Токинский Становик (очень редко), по рекам Идим (Волотовский, 1991), Учур от метеостанции Чюльбю до северо-восточных отрогов Алдано-Учурского хр., где проявляет максимальную активность в верхней части таежного пояса, нигде не поднимаясь в высокогорья. Отмечен на высоте от 230 до 1200 м над ур. м. Наиболее массово вид встречается вдоль эфемерных водотоков на влажных и сырых, хорошо дренированных почвах в аянских ельниках и шерстистоберезовых лесах, в других местообитаниях единичен.

Pedicularis grandiflora Fisch. Окраины низинных осоково (*Carex limosa*)-сфагновых болот, заболоченные берега стариц в таежном поясе в районах распространения карбонатных пород. Реки Или, Гыным (устье р. Талаа, р. Дюлюнг). Редко. Известен также из устья р. Учур (Красная книга ..., 1987). Основная часть ареала начинается почти в 500 км к югу и юго-востоку.

Pinguicula algica Malysch. Мокрые замшелые скалы стенки кара в истоке р. Саламы (бассейн рек Или—Гыным, осевая часть Алдано-Учурского хр.), 1490 м над ур. м. Необильно.

**Adenophora sublata* Kom. Изучение морфологических и экологических особенностей этого вида в сопоставлении с приводившимися ранее для Якутии в качестве эндемика *A. jacutica* позволило отождествить последний с широко распространенным южнее *A. sublata*. *A. jacutica* Fed. описан по теневой форме, выросшей на богатых почвах (тип: аянский ельник в долине р. Учур близ устья р. Мегюскян, Л. Н. Тюлина, LE). Отмечен по р. Учур от устья р. Гыным до р. Алдан в 90 км ниже устья р. Учур.

**Dendranthema calciphilum* Volot. Ранее это растение приводилось как *D. xeromorphum* A. Khohr. для хр. Кет-Кап (Волотовский, 1991). Изучение типового материала (LE) привело к выводу, что *D. xeromorphum* является экотипом *D. mongolicum* (Ling) Tzvel., выросшим на карбонатных породах в высокогорьях хр. Черского. Наше растение оказалось самостоятельным, достаточно хорошо очерченным видом, строго кальцефильным эндемиком Алданского нагорья, распространенным к востоку от р. Тимптон (диагноз: в печати — в «Новостях систематики высших растений», тип: LE). Растет в таежном поясе в петрофитных степях на сухих каменистых склонах световых экспозиций, в высокогорьях — в аналогичных местообитаниях, а также в тундрово-степных слабо сомкнутых сообществах (350—1280 м над ур. м.) по рекам Гыным, Бердякит, Учур (м/с Чюльбю). Нередко произрастает вместе с *D. mongolicum*, не смешиваясь с последним.

**Saussurea soczavae* Lipsch. Влажные участки каменистых склонов в верхней части подгольцового пояса и в гольцовом поясе хр. Токинский Становик, 1600—1750 м над ур. м. Редко, необильно. Нередко растет вместе с близким *S. congesta* Turcz. subsp. *poljakowii* (Glehn) Lipsch., не проявляя отличий в экологии. Имеются образцы с переходными признаками.

Carduus nutans L. На вырубке близ пос. Пятилетка, в окр. г. Томмота. Редкий в Якутии заносный вид. Собран 26 VII 1992 в фазе цветения—плодоношения.

Centaurea scabiosa L. Обочина дороги в пос. Алексеевск, окр. г. Томмота. Редкий в Якутии заносный вид, собиравшийся ранее только в окр. г. Алдана.

**Taraxacum zhukovae* Tzvel. Влажный щебнистый грунт у эфемерных водотоков конуса выноса под снежником в истоке р. Саламы (бассейн рек Или—Гыным, осевая часть Алдано-Учурского хр.). Единично и небольшими группами. Собран 10 VII 1991 в фазе массового цветения (определение Н. Н. Цвелева и

Б. А. Юрцева). Крайне южное местонахождение этого дальневосточного, преимущественно арктического вида (ближайшее местонахождение — Колымское нагорье), сходного с хионофильным *T. pseudonivale* Malysch. со Станового нагорья (Арктическая ..., 1987).

**Crepis burejensis* Fr. Schmidt. Влажные щебнистые, мелкоземистые, задерненные участки склонов, эрозионных ложбин, в сообществах рододендрона золотистого в высокогорьях хр. Токинский Становик, Алдано-Учурского хр. и Томмотской гряды (выше 1350 м над ур. м.). Нередко совместно с викарным *C. chrysantha* (Ledeb.) Turcz.; имеются образцы с переходными признаками. Северная граница ареала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. *Rubiaceae—Compositae.* Вып. 10. Л.: Наука, 1987. 411 с. — *Волотовский К. А.* Редкие виды сосудистых растений Усть-Вилюйского заказника и их охрана // Изучение, охрана и рациональное использование природных ресурсов. Уфа: БНЦ УрО АН СССР, 1987. С. 63. — *Волотовский К. А.* Флористические находки в юго-восточной Якутии // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 418—425. — *Волотовский К. А.* Новые и редкие виды для флоры Алданского нагорья и Станового хребта (Южная Якутия) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 466—472. — *Красная* книга Якутской АССР. Новосибирск: Наука, 1987. 247 с. — *Флора* Сибири. *Lycopodiaceae—Hydrocharitaceae.* Новосибирск: Наука, 1988а. 200 с. — *Флора* Сибири. *Rosaceae.* Новосибирск: Наука, 1988б. 200 с. — *Флора* Сибири. *Cyperaceae.* Новосибирск: Наука, 1990. 280 с. — *Шлотгауэр С. Д.* Флора и растительность Западного Приохотья. М.: Наука. 1978. 132 с. — *Шлотгауэр С. Д.* Растительный мир субокеанических высокогорий. М.: Наука, 1990. 220 с. — *Hamet-Ahti L. A.* Cajander's vascular plant collection from the Lena River, Siberia, with his ecological and floristic notes // Annales Botanici Fennici. Helsinki, 1970. P. 225—324.

Якутский институт биологии СО РАН

Получено 17 VI 1993

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.3 : 582.89
© 1993

Ю. В. Даушкевич, М. Г. Васильева, М. Г. Пименов

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА И ИХ ИЗМЕНЧИВОСТЬ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *BUPLEURUM* (*UMBELLIFERAE*)

YU. V. DAUSHKEVICH, M. G. VASIL'EVA, M. G. PIMENOV. CHROMOSOME NUMBERS AND THEIR VARIATION IN SOME *BUPLEURUM* SPECIES (*UMBELLIFERAE*)

Определены хромосомные числа 13 видов *Bupleurum*, в том числе для 5 видов впервые. Изучена внутривидовая изменчивость хромосомных чисел 3 видов.

Благодаря специально проведенным исследованиям A.-M. Cauwet-Marc (обзоры; 1978, 1979a), а в отношении сибирских видов — Т. С. Ростовцевой (1975, 1983) род *Bupleurum* L. стал относиться к числу наиболее хорошо изученных с точки зрения чисел хромосом родов сем. *Umbelliferae*. Числа определены уже примерно для 50% из 180—190 видов, известных в этом роде. Помимо сведений, содержащихся в обзоре Cauwet-Marc (1979a), хромосомные числа видов рода *Bupleurum* приводятся в целом ряде не учтенных в этом обзоре работ, а также в позднейших публикациях (Favarger, Huynh, 1964; Lee, 1967; Delay, 1969; Borgen, 1970; Arano, Saito, 1977; Ahmad, Koul, 1980; van Loon, Kieft, 1980; Strid, Franzen, 1981; Васильева и др., 1981а, б; Cauwet-Marc, 1982; Ростовцева, 1983; de Montmollin, 1984; Pan Ze-hui et al., 1985; Vasil'eva, Pimenov, 1985; Волкова, Бойко, 1989; Gorovoy, 1990). Согласно информации, критически сведенной в компьютерной кариотаксономической базе данных по *Umbelliferae* (CARUM), созданной в Ботаническом саду МГУ, к настоящему времени опубликованы хромосомные числа 96 видов, 12 подвидов и 13 разновидностей *Bupleurum*.

Кариологической особенностью *Bupleurum* по сравнению с большинством других крупных родов *Apioideae* можно считать весьма широкое распространение в этом роде внутривидовой изменчивости хромосомных чисел, преимущественно анеуплоидного типа (табл. 1). Выявление этой изменчивости — не только результат более тщательного исследования, а, видимо, отражение некоторых специфических черт кариологической эволюции рассматриваемого рода, в которой анеуплоидия и в меньшей степени полиплоидия играют существенную роль. Для сравнения можно привести *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. или *Conium maculatum* L., для которых опубликовано гораздо большее, чем для любого из видов *Bupleurum*, количество определений из различных частей ареала, но изменчивость хромосомных чисел не выявлена, или род *Ferula* L., в пределах которого отсутствует внутриродовая изменчивость хромосомных чисел: нет различий между всеми 78 изученными видами. Внутривидовая изменчивость хромосомных чисел выявлена во всех секциях рода *Bupleurum*, включающих в себя многолетние травянистые и кустарниковые виды. Из относительно подробно изученных многолетних видов (опубликовано более 10 определений) только у 3 (*B. falcatum* L. s. str., *B. fruticosum* L. и 2 подвида *B. longifolium* L.) числа оказались пока одинаковыми в разных частях ареала.

ТАБЛИЦА 1

Внутривидовая изменчивость хромосомных чисел у *Bupleurum*

Виды	Числа хромосом (n)											
	4	6	7	8	11	12	13	14	15	16	18	21
Анеуплоидная изменчивость												
B. atlanticum Murb. subsp. *mairei* (Panel. et Vindt) Cauwet et Carbonnier								+	+			
B. candollei Wall. ex DC.			+	+								
B. euphorbioides Nakai		+		+								
B. exaltatum Bieb.		+	+	+								
B. longiradiatum Turcz.		+		+								
B. martjanovii Kryl.			+	+								
B. montanum Cosson								+	+	+		
B. multinerve DC.			+	+								
B. rigidum L.			+	+								
B. stellatum L.			+	+								
B. woronowii Manden.		+		+								
Полиплоидная изменчивость												
B. atlanticum subsp. *atlanticum*			+					+				
B. dianthifolium Guss.				+						+		
B. falcatum L.				+						+*		
B. komarovianum Lincz.	+					+						
B. ranunculoides L.**			+					+				+
Сочетание обоих видов изменчивости												
B. americanum Coult. et Rose			+		+			+		+		
B. bicaule Helm		+		+	+			+			+	
B. marginatum Wall. ex DC.			+	+		+						
B. polyphyllum Ledeb.			+	+						+		
B. scorzonerifolium Willd.		+		+	+	+	+	+				
B. triradiatum Adams		+		+				+				

Примечание. * Определено для *B. falcatum* subsp. *dilatatum* Schur. ** Существует также триплоидная форма с 2n = 21.

В специальных работах по кариологии европейского вида *B. ranunculoides* L., у которого выявлен полиплоидный ряд хромосомных чисел (Favarger, 1965; Cauwet, 1970; Cauwet-Marc, 1979b), не обнаружено связи между цитотипами и подвидами *B. ranunculoides*, с одной стороны, и морфологическими формами этого вида — с другой. Не обнаружено также и географической приуроченности различных цитотипов. Нет географической закономерности и в распространении анеуплоидных и полиплоидных цитотипов *B. bicaule* Helm в Сибири (Ростовцева, 1975, 1976, 1983). Следует отметить, что хромосомные числа этого вида, вероятно, очень неустойчивы. Например, в исследованном нами материале по *B. bicaule* с Алтая мейоз был существенно нарушен, наблюдались многочисленные фрагменты хромосом, и определить хромосомное число было невозможно. У североафриканского вида *B. atlanticum* Murb. в пределах одного подвида отмечена анеуплоидная, а в пределах другого — полиплоидная серии хромосомных чисел (Cauwet, Carbonnier, 1977). В работе Sh. Ohta (1991) изучены хромосомные числа более 500 растений, относимых автором к *B. falcatum*, из 24 пунктов в Японии и из 15 ботанических садов Восточной Азии и Европы, выявлены различные цитотипы (в Японии — 2n = 20, 26, 32, в Китае — 2n = 12, 20, 24, в Корее — 2n = 20, у материала из европейских ботанических садов число стабильное — 2n = 16), во многих образцах показано наличие B-хромосом (от 1 до 6). К сожалению, весь этот обширный материал чрезвычайно трудно интерпретировать, поскольку в японской литературе под названием *B. falcatum* приводится целая группа родственных ему восточноазиатских видов, тогда как *B. falcatum* s. str. распространен только в Европе и на Кавказе.

У однолетних видов *Bupleurum* внутривидовая изменчивость хромосомных чисел не обнаружена, хотя для некоторых видов опубликовано большое число определений из различных частей ареала (*B. baldense* Turra, *B. gerardii* All., *B. lancifolium* Hornem., *B. rotundifolium* L., *B. semicompositum* L., *B. tenuissimum* L.).

Несмотря на приведенные выше числа, которые свидетельствуют о сравнительно высокой степени изученности рода, есть немало видов *Bupleurum*, до настоящего времени цитологически не изученных. Несомненно, что при дальнейших исследованиях будут получены новые данные о внутривидовой изменчивости хромосомных чисел в роде *Bupleurum*.

Материал и методика

Нами определены хромосомные числа 13 видов рода *Bupleurum*, в том числе для 5 видов впервые (отмечены в табл. 2 звездочкой). Внутривидовая изменчивость хромосомных чисел отмечена у 3 видов, для 2 видов (*B. polyphyllum* Ledeb. и *B. woronowii* Manden.) она выявлена впервые. Мы приводим данные только о тех видах, у которых хромосомное число в исследованном материале оказалось стабильным. Следует отметить, что из изученных нами видов только у 2 (*B. bicaule* — 1 образец с Алтая и *B. scorzonerifolium* Willd. — 2 образца из Прибайкалья) мы наблюдали многочисленные нарушения мейоза, фрагменты хромосом и нестабильное хромосомное число даже в пределах пыльника.

Хромосомные числа определялись в давленых препаратах пыльников, окрашенных ацетокармином. Гаплоидные числа (n) определялись в мейозе в материнских клетках пыльцы. Для 2 видов определено соматическое число (2n) в митозе в соматических клетках пыльника. Фиксировались бутоны от нескольких особей в пределах популяции в полевых условиях или у образцов, культивируемых на участке *Umbelliferae* Ботанического сада МГУ. Фиксация проводилась в смеси Карнуа в течение 12 ч, материал хранился в 70%-м спирте. Документирующий гербарный материал передан в MW.

ТАБЛИЦА 2

Хромосомные числа некоторых видов *Bupleurum*

Виды	n	2n	Происхождение материала
Sect. *Diaphyllum* (Hoffm.) Dumort.			
Subsect. *Archaeopleurum* Lincz.			
B. longiradiatum Turcz.	6		Приморский кр., Сихотэ-Алинь, окр. пос. Тетюхе, 17 VIII 1983, № 182, Пименов, Клюйков
Subsect. *Chrysophyton* Lincz.			
B. longifolium L. subsp. *aureum* (Fisch. ex Hoffm.) Soó	8		Киргизия, хр. Кунгей-Алатау, зап. оконечность, р. Кичик-Кемин, 5 VI 1988, № 52, Клюйков, Васильева
Subsect. *Nervosa* (Godr.) Briq.			
B. multinerve DC.	7		Алтайский кр., долина р. Чарыш, окр. с. Чарышское, 13 IX 1989, б/н, Пименов, Васильева
* *B. gulczense* O. et B. Fedtsch.	7		Киргизия, Ошская обл., Заалайский хр., ущ. р. Шаты, 23 VII 1987, № 539, Пименов
* *B. linczevskii* M. Pimen. et Sdobn.		14	Таджикистан, Зеравшанский хр., сев. склон, окр. пос. Вашан, 14 VI 1990, № 133, Пименов, Клюйков
* *B. nordmannianum* Ledeb.	7		Северная Осетия, Алагирский р-н, окр. пос. Верхний Згид, 24 VII 1990, № 16, Даушкевич
Sect. *Bupleurum*			
Subsect. *Arpopleurum* Lincz.			
B. polyphyllum Ledeb.	8		Абхазия, Гульрипшский р-н, между Клухорским пер. и Южным Приютом, 23 VII 1987, № 130, Остроумова, Даушкевич
	8		Адыгея, верховья р. Желобной, подъем на плато Лагонаки, 29 VII 1989, № 57, Даушкевич
	8		Там же, окр. Армянского Приюта, 31 VII 1989, № 71, Даушкевич
	8		Грузия, Мартвильский р-н, окр. пос. Курзу, гора Мигариа, 11 VIII 1990, № 64, Даушкевич
	7		Северная Осетия, Алагирский р-н, между пос. Верхний Згид и Згидским пер., 24 VII 1990, № 7, Даушкевич
	16		Краснодарский кр., окр. пос. Красная Поляна, хр. Ачишхо, 5 VIII 1989, № 87, Даушкевич
B. exaltatum Bieb.	6		Узбекистан, Кашка-Дарьинская обл., сев. склон Гиссарского хр., горы Бешнау, Кайнарсай, 29 VI 1988, № 154, Пименов, Васильева
	6		Узбекистан, Самаркандская обл., Мальгузарские горы, пер. Шурбали, 4 VII 1991, № 182, Пименов, Клюйков
	6		Таджикистан, Зеравшанский хр., басс. р. Магиан-Дарья, горы Хозрет-Султан, 24 VI 1988, № 70, Пименов, Васильева
	6		Таджикистан, Фанские горы, оз. Искандеркуль, 16 VI 1990, б/н, Пименов, Клюйков
	7		Таджикистан, хр. Петра I, басс. р. Оби-Хингоу, р. Оби-Иохк, пос. Сает, 25 VI 1990, № 232, Пименов, Клюйков

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Виды	n	2n	Происхождение материала
B. exaltatum Bieb.	7		Таджикистан, Дарвазский хр., окр. пос. Тавильдара, пос. Сархи, 10 VII 1991, № 228, Пименов, Клюйков
	8		Грузия, Горийский р-н, между Гори и Ахалшени, 6 VIII 1987, № 445, Остроумова, Даушкевич
	8		Грузия, окр. Тбилиси, пос. Окрохана, 29 VII 1990, № 30, Даушкевич
	8		Крым, Ай-Петринская яйла, 19 VII 1991, № 8, Даушкевич
	8		Крым, подъем на Ялтинскую яйлу от пос. Васильевка, 21 VII 1991, № 26, Даушкевич
	8		Крым, окр. Ангарского пер., гора Чатыр-Даг, 23 VII 1991, № 38, Даушкевич
	8		Там же, гора Южная Демерджи, 24 VII 1991, № 42, Даушкевич
	8		Крым, в 3 км к западу от Симферополя, окр. пос. Дубки, 27 VII 1991, № 52, Даушкевич
* *B. lipskianum* (K.-Pol.) Lincz.	8		Таджикистан, Каратегинский хр., басс. р. Оби-Комароу, Пандара, 3 VII 1988, № 246, Пименов, Васильева
B. woronowii Manden.	8		Краснодарский кр., окр. Новороссийска, окр. пос. Мысхако, гора Колдун, 1 VIII 1991, № 53, Даушкевич
	8		Там же, хр. Маркхот, Андреевский пер., 2 VIII 1991, № 63, Даушкевич
* *B. rosulare* Korov. ex M. Pimen. et Sdobn.	8		Киргизия, южн. склон хр. Киргизский Алатау, р. Барколь, 17 VI 1988, № 289, Клюйков, Васильева
B. thianschanicum Freyn	7		Киргизия, хр. Кунгей-Алатау, вост. оконечность, р. Тюп, 5 VIII 1988, № 133, Пименов, Клюйков
Sect. *Graminea* Boiss. emend.			
B. gerardii All.		16	Грузия, окр. Тбилиси, пос. Окрохана, 7 VIII 1987, № 447, Остроумова, Даушкевич

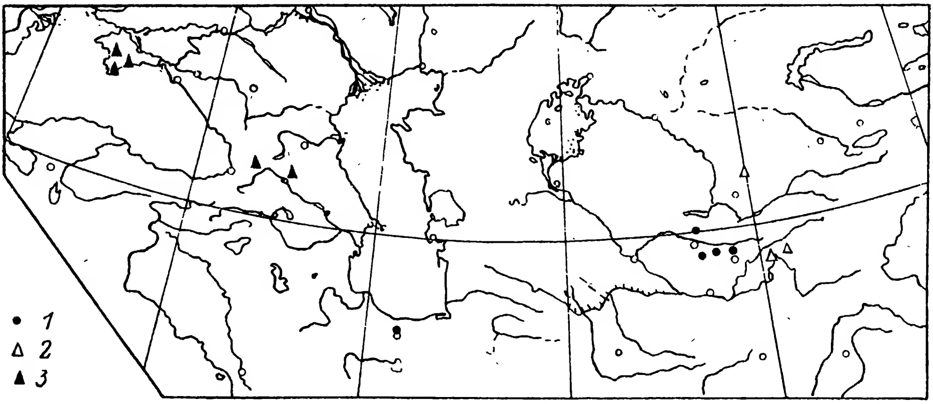
Результаты и их обсуждение

Результаты определения хромосомных чисел приведены в табл. 2. Во внутривидовой изменчивости хромосомных чисел *B. polyphyllum* географические закономерности не проявляются. Следует только отметить, что все образцы с числом n = 8 и тетраплоидная раса с n = 16 собраны в западной части ареала вида, а образец с n = 7 — в его восточной части. Новое хромосомное число для *B. woronowii* n = 8 определено из 2 местонахождений в окр. Новороссийска, в то время как ранее для образца из Крыма было определено n = 6 (Васильева и др., 1981a). Определенное нами для *B. multinerve* DC. хромосомное число n = 7 совпадает с многочисленными определениями хромосомного числа этого вида из Сибири, а число n = 8 найдено только у видов из изолированных от основного ареала местонахождений в европейской части России (Машкин и др., 1975; Ростовцева, 1976). У близких к *B. multinerve* эндемичных среднеазиатских видов *B. gulczense* O. et B. Fedtsch. и *B. linczevskii* M. Pimen. et Sdobn., а также кавказского *B. nordmannianum* Ledeb., изученных впервые, также определено число n = 7 или 2n = 14.

Особый интерес представляет изучение внутривидовой изменчивости хромосомных чисел *B. exaltatum* Bieb. Это очень полиморфный, особенно по признакам вегетативной сферы, вид с широким ареалом. В пределах вида значительно варьируют степень одревеснения каудекса и основания стебля, количество и характер ветвления стеблей, ширина листьев, характер ветвления соцветия, строение зонтиков, причем наблюдаются почти все переходные формы между крайними вариантами изменчивости. Бóльшая часть таксонов, выделенных из *B. exaltatum*, четко не отграничена от основного массива материала. В качестве самостоятельных видов можно принять лишь немногие из описанных форм, преимущественно монокарпические (*B. woronowii, B. ferganense* Lincz., *B. lipskyanum* (K.-Pol.) Lincz.). Считается, что *B. exaltatum* распространен в Средней Азии (где на севере граница его ареала достигает хр. Тарбагатай), Юго-Западной Азии, Западных Гималаях, в Малой Азии, на Кавказе (откуда этот вид и был описан) и в Крыму (Пименов, Сдобнина, 1983). В Средней Азии облик растений в целом более ксерофитный по сравнению с обликом кавказских образцов, но, как мы уже отметили, существуют переходные формы между крайними вариантами.

С нашей точки зрения, *B. exaltatum* имеет более широкий ареал, чем это принято считать в настоящее время, и именно в этот вид надо включить *B. cernuum* Tenore. При просмотре гербарного материала по последнему из Южной Европы не выявлено отличий от кавказского материала, поэтому мы считаем, что *B. exaltatum* распространен также в Южной Европе, включая Балканский п-ов, Италию и Южную Францию. Именно на основе этого материала J. Briquet (1897) предложил считать *B. exaltatum* разновидностью *B. falcatum*, а позднее европейский материал трактовался как относящийся к *B. falcatum* subsp. *cernuum* (Tenore) Arcaneli и другим таксонам.

Из карты (см. рисунок) местонахождений различных цитотипов *B. exaltatum*, составленной по нашим и литературным данным (Küpfer, 1980; Васильева и др., 1981б), видно, что цитотип с n = 8 обнаружен только на Кавказе и в Крыму, а цитотипы с n = 6 и n = 7 встречаются только в Средней Азии и Иране. В пределах Памиро-Алая, насколько мы можем судить по немногочисленным пока определениям, раса с n = 6 распространена в западной части системы, а раса с n = 7 — восточнее (Дарваз). Правда, 2n = 14 было ранее определено (Васильева и др., 1981б) для очень ксерофитного экотипа из Южного Казахстана (Западный Тянь-Шань). Для южноевропейского материала также приводится 2n = 16 из Греции, гора Олимп (Strid, Franzen, 1981; sub *B. falcatum* subsp. *cernuum*) и Южной Франции (Cauwet-Marc, 1979a; sub *B. falcatum* var. *exaltatum* (Bieb.)



Распространение различных цитотипов *B. exaltatum* с n = 6 (*1*), n = 7 (*2*), n = 8 (*3*).

Briq.). В целом, с нашей точки зрения, материал из Южной Европы, Крыма и Кавказа морфологически более однороден, чем материал из Средней Азии. В Средней Азии широкий морфологический полиморфизм *B. exaltatum* сочетается с внутривидовой изменчивостью хромосомных чисел, причем нам представляется, что кариологическая изменчивость является частью общей мозаичной изменчивости вида. Полученные данные пока не позволяют связать различные цитотипы *B. exaltatum* с какими-либо внутривидовыми таксонами или морфологическими формами в цикле *B. exaltatum*.

Близкие к *B. exaltatum* среднеазиатские виды (*B. lipskianum*, *B. rosulare* Korov. ex M. Pimen. et Sdobn.) имеют $n = 8$. Интересно отметить, что *B. lipskianum*, который первоначально принимался как внутривидовой таксон *B. exaltatum*, имеет хромосомное число $n = 8$, до сих пор не обнаруженное у симпатрических популяций *B. exaltatum* ($n = 6$ или $n = 7$).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильева М. Г., Ретина Т. А., Пименов М. Г. Хромосомные числа некоторых зонтичных (*Umbelliferae*) Кавказа и юга европейской части СССР // Биол. науки. 1981а. № 3. С. 60—65. — *Васильева М. Г., Пименов М. Г., Соловьева Н. М., Клюйков Е. В.* Числа хромосом видов семейства *Umbelliferae* Средней Азии. II // Биол. науки. 1981б. № 12. С. 58—62. — *Волкова С. А., Бойко Е. В.* Хромосомные числа представителей некоторых семейств флоры Советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 12. С. 1810—1811. — *Машкин С. И., Тарасова О. П., Мякинин В. Б., Туркова Е. Н.* Числа хромосом у некоторых видов и гибридов *Clematis* L., *Bupleurum* L. и *Pinus* L. // Проблемы изучения и охраны ландшафтов. Воронеж, 1975. Вып. 2. С. 25—28. — *Пименов М. Г., Сдобнина Л. И.* Среднеазиатские виды рода *Bupleurum* L. (*Umbelliferae — Apioideae*). II // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 5. С. 82—94. — *Ростовцева Т. С.* Числа и строение пахитенных хромосом некоторых видов рода *Bupleurum* L. // Цитол. и генет. 1975. Т. 9. № 4. С. 310—312. — *Ростовцева Т. С.* Числа хромосом ряда видов сем. *Apiaceae* на юге Сибири // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 1. С. 93—99. — *Ростовцева Т. С.* Кариологическое изучение некоторых видов рода *Bupleurum* (*Apiaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 11. С. 1538—1543. — *Ahmad I., Koul A. K., Umbelliferae.* In: Chromosome number reports LXVIII // Taxon. 1980. Vol. 29. N 4. P. 533—547. — *Arano H., Saito H.* Cytological studies in family *Umbelliferae*. II. Karyotypes in some genera of *Bupleurum*, *Spuriopimpinella* and *Pimpinella* // La Kromosomo. II. 1977. N 6. P. 178—185. — *Borgen L.* Chromosome numbers of Macaronesian flowering plants // Nytt. Mag. Bot. 1970. Vol. 17. N 3-4. P. 145—161. — *Briquet J.* Monographie des Buplevres des Alpes Maritimes // E. Burnat. Mat. pour servir á l'hist. de la flore des Alpes Marit. Genéve, 1897. 132 p. — *Cauwet A.-M.* Races chromosomiques, écologie et biologie du *Bupleurum ranunculoides* L. dans la partie orientale des Pyrénées // Bull. Soc. Bot. Fr. 1970. Vol. 117. P. 373—384. — *Cauwet A.-M., Carbonnier J.* Revision du complexe *Bupleurum atlanticum* Murb. // Bull. Soc. Bot. Fr. 1977. Vol. 124. P. 167—176. — *Cauwet-Marc A.-M. Apiaceae.* In: Chromosome number reports LXI // Taxon. 1978. Vol. 27. N 4. P. 385—386. — *Cauwet-Marc A. M.* Connaissances caryologiques actuelles sur le genre *Bupleurum* L. (*Umbelliferae*): nombres chromosomiques et nombres de base // Bull. Mus. nath. Hist. nat. 4-e sér. Paris, 1979a. Vol. 1. Sect. B. N 3. P. 191—211. — *Cauwet-Marc A.-M.* Contribution de la caryologie á la connaissance de la systématique et de la phylogénie du genre *Bupleurum* L. // Candollea. 1979b. Vol. 34. N 1. P. 49—86. — *Cauwet-Marc A.-M. Apiaceae.* In: Chromosome number reports LXXVII // Taxon. 1982. Vol. 31. N 4. P. 771—772. — *Delay J.* Ouest-Mediterranée-Atlantique // Inf. Ann. Caryosyst. Cytogenet. 1969. N 3. P. 25—26. — *Favarger C.* Notes de caryologie alpine. 4 // Bull. Soc. Neuchat. Sci. Nat. Sér. 3. 1965. Vol. 88. P. 5—60. — *Favarger C., Huynh K. L. Umbelliferae.* In: Chromosome number reports II // Taxon. 1964. Vol. 13. N 6. P. 201—209. — *Gorovoy P.* New species of the genus *Bupleurum* L. from Northeast Asia // Feddes Repert. 1990. Vol. 101. N 9/10. P. 429—433. — *Küpfer P.* Contribution á la cytotaxonomie de quelques orophytes Iraniens // Biol.-Ecol. Mediterran. 1980. Vol. 8. N 1. P. 37—48. — *Lee Y. N.* Chromosome numbers of flowering plants in Korea. II // J. Korean Res. Inst. Swha Women's Univ. 1967. Vol. 11. P. 455—478. — *Loon J. C. van, Kieft B. Apiaceae.* In: Chromosome numbre reports LXVIII // Taxon. 1980. Vol. 29. N 4. P. 538—548. — *Montmollin B. de.* Étude cytotaxonomique de la flora de la Crete. II. Nombres chromosomiques // Bot. Helv. 1984. Vol. 94. N 2. P. 261—267. — *Ohta Sh.* Cytogenetical study on the speciation of *Bupleurum falcatum* L. // J. Sci. Hirosima Univ. Ser. B. Div. 2. 1991. Vol. 23. P. 273—348. — *Pan Ze-hui, Chin Hui-cheng, Wu Zhu-jun, Yuan Chang-gi, Liou Shou-lu.* A report on the chromosome numbers of Chinese *Umbelliferae* // Acta Phytotax. Sin. 1985. Vol. 23. N 3. P. 185—187. — *Strid A., Franzen R. Apiaceae.* In: Chromosome number reports LXXIII // Taxon. 1981. Vol. 30. N 4. P. 829—842. — *Vasil'eva M. G., Pimenov M. G. Umbelliferae.* In: Chromosome number reports LXXXVIII // Taxon. 1985. Vol. 34. N 3. P. 547—548.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова
Ботанический сад МГУ

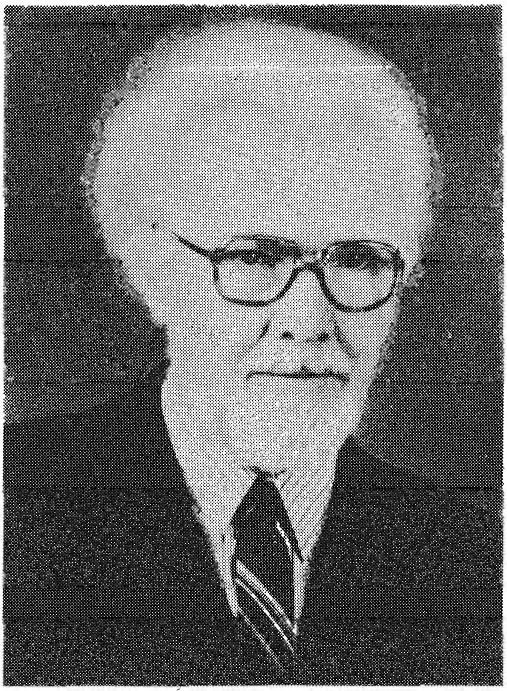
Получено 22 XII 1992

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47 + 57) : 581.5
© 1993

ПАМЯТИ АЛЕКСАНДРА КОНСТАНТИНОВИЧА ДЕНИСОВА (20 IX 1913—22 I 1991)

S. Ya. FAYZULLINA. IN THE MEMORY OF ALEXANDR KONSTANTINOVICH DENISOV (20 IX 1913—22 I 1991)



22 января 1991 г. скончался член Всесоюзного ботанического общества, доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры лесоводства и дендрологии Политехнического института им. М. Горького в г. Йошкар-Оле Александр Константинович Денисов, заслуженный лесовод и заслуженный деятель науки Республики Марий-Эл.

А. К. Денисов родился 20 сентября 1913 г. в крестьянской семье в д. Слаим, относящейся сейчас к Торбеевскому р-ну Мордовии. Его юность была трудовой: будущий профессор работал плотником, разнорабочим, электромонтером, затем закончил Лесотехнический техникум, рабфак Лесотехнической академии в Ленинграде и факультет лесного хозяйства Поволжского лесотехнического института в Йошкар-Оле. В 1942 г. он получил диплом с отличием инженера лесного хозяйства. Не успев поработать, молодой специалист был призван в Красную Армию. В боях на Северо-Западном фронте он был тяжело ранен. После выздоровления А. К. демобилизовался и в 1943—1945 гг. работал инженером Управления местной топливной промышленности, начальником Козьмодемьянского леспромхоза, а в декабре 1945 г. поступил в аспирантуру к проф. М. П. Колпикову. Диссертация А. К. Денисова на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук называлась «Генезис пойменных дубрав Камско-Ветлужского междуречья» и была успешно защищена в 1950 г. Материалы диссертации по рекомендации акад. В. Н. Сукачева были опубликованы в «Докладах АН СССР».

Уже в первых работах А. К. отразились широта его интересов и глубокое понимание сущности природных явлений. Поэтому, хотя он был лесоводом и много сделал для развития теории лесоводства, а также внес свой вклад в практику лесного хозяйства, его работы всегда привлекали к себе внимание геоботаников. Ведь вопросы о дубравах, особенностях их возобновления и эволюции, поставленные еще акад. С. И. Коржинским, оживленно обсуждаются несколько десятилетий. Связь растительного покрова с историей земной поверхности, зональная принадлежность широколиственных лесов, генезис дубрав — все эти вопросы актуальны и поныне. Заинтересовали они и А. К., который к их выяснению подошел с обычной для него оригинальностью. Так, при изучении характера возобновления дубрав он, заложив пробные площади на вырубках, смог установить, что восстановление этих лесов возможно лишь при изреживании древесного яруса предыдущего поколения. Новое поколение формируется в течение 40 лет. Процесс этот достигает максимума, когда предыдущее поколение находится в возрасте 140 лет.

В дальнейшем, обратившись к данным спорово-пыльцевого анализа, работам географов, зоологов, палинологов, почвоведов, морфологов, лесоводов, фитоценологов и к сводкам метеонаблюдений, он высказал свои предположения о развитии дубрав в течение голоцена. Основываясь на математических расчетах расселения плодов дуба сойками и учитывая возраст начала его плодоношения, А. К. определил скорость расселения дуба, которая оказалась одинаковой со скоростью отступания ледника. Так обосновал он свои выводы о продвижении дуба из укрытий на север вслед за отступающим ледником.

Как известно, С. И. Коржинский предполагал, что со временем широколиственные леса заменятся ельниками-зеленомошниками. Однако эти прогнозы не оправдались. Согласно исследованиям А. К., смена дуба елью прекратилась со стабилизацией климата, и широколиственные леса к настоящему времени даже расширили свой ареал к северу, расселяясь по поймам рек. Объяснил он и причины приуроченности дуба к поймам, связав биологические особенности дуба черешчатого с экологией пойм. По его мнению, при этом немалую роль играет и открытая им способность дуба при погребении его песчаными и супесчаными отложениями формировать придаточные корни. Эти работы позволили А. К. сделать выводы об устойчивости дубрав на пойме.

Интересны его наблюдения многоформенности желудей. А. К. изучил широкоплодные и длинноплодные желуди, которые встречаются у данного вида дуба разных морфологических форм, произрастающих по соседству. Оказалось, что они обладают разным периодом семенного покоя, и это, по мнению ученого, имеет практическое значение: в тяжелых условиях роста при быстром просыхании земли и незначительном количестве осадков в начале вегетации для посева следует брать широкоплодные формы желудей, которые обладают высокой энергией прорастания.

А. К. оставил геоботанические описания дубрав, их типологию, указал на необходимость природоохранных мероприятий в отношении как дубрав, так и отдельных деревьев-долгожителей, и это наследие ученого представляет огромную ценность для науки. Его материалы служат настольной книгой для молодых геоботаников, которые приняли эстафету от А. К. и ведут исследования в марийских лесах на популяционном уровне.

В целом А. К. работал по трем направлениям: 1) познание дубрав лесной зоны европейской России и разработка научных основ хозяйства в них; 2) типология и водоохранная служба приречных лесов и принципы хозяйства; 3) экология пород и лесовосстановительные процессы в лесах Среднего Поволжья.

Жизнь А. К. была напряженной. С 1948 по 1967 г. он прошел путь от ассистента до профессора, с 1971 по 1979 г. заведовал кафедрой лесоводства и дендрологии Марийского политехнического института. В дальнейшем по состоянию здоровья А. К. отказался от заведования и работал профессором кафедры, а затем консультантом, совмещая научную работу с педагогической и общественной. Это занимало много времени. Приходится удивляться тому, что он успевал всегда находить время для своих учеников, которые постоянно обращались к нему за советами. Он был членом Научно-технического совета Министерства лесного хозяйства РСФСР, членом Специализированного совета Марийского политехнического института по присуждению ученой степени кандидата наук, Ученого совета Ленинградской лесотехнической академии по присуждению ученой степени доктора наук. Руководил разработкой ряда хоздоговорных и госбюджетных научно-исследовательских тем, выполнял задания Минлесхоза Марийской АССР, Совета Министров республики, Минлесхоза РСФСР научно-технического и природоохранного характера. Он был официальным оппонентом ряда советов по присуждению ученых степеней, рецензентом ВАК и редакций научно-технических журналов лесного профиля.

А. К. Денисов опубликовал около 100 статей, среди его научных публикаций 10 книг и брошюр. Он получил авторское свидетельство Комитета по изобретениям и открытиям при Совете Министров СССР. За заслуги перед Родиной в годы войны, а также в деле развития науки и образования в высшей школе он неоднократно награждался орденами и медалями, почетными грамотами правительства Марийской республики, Советского комитета защиты мира.

Пожалуй, к нему можно отнести слова, высказанные в свое время И. П. Бородиным в письме к В. Н. Сукачеву: «...изумительная скромность, незлобивость, снисходительность к другим при строгости к себе, готовность помочь каждому своими знаниями, прямота и удивительно ровный характер — все это образует такое прекрасное сочетание, такую духовную „формацию“, которая невольно влечет сердца». Эти замечательные качества Александра Константиновича памятны всем, кто его знал.

СПИСОК РАБОТ А. К. ДЕНИСОВА

1948. К генезису пойменных дубняков южной тайги // ДАН СССР. Т. 61. Вып. 2. С. 379—381.

1949. Генезис пойменных дубрав Камско-Ветлужского междуречья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 25 с.

1950. Биологические особенности пойменного дуба и защитные лесные полосы по берегам рек // Лес и степь. № 10. С. 40—45.

Некоторые закономерности естественного развития дубрав // Лесное хозяйство. № 4. С. 41—42.

О причинах приуроченности дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) к поймам рек у северных пределов его ареала // ДАН СССР. Т. 71. Вып. 3. С. 553—556.

1951. Методическое указание для курсового проектирования по лесоводству. Йошкар-Ола: Изд-во Поволжск. лесотех. ин-та. 46 с. (Совместно с А. Р. Чистяковым).

Пути продвижения дуба в Сибирь // Лесное хозяйство. № 6. С. 32—34.

Семенное возобновление пойменных дубрав Марийской АССР // Сб. тр. Поволжск. лесотех. ин-та. № 48. С. 33—51.

1952. Восстановление дубрав Марийской АССР // Газета «Марийская правда». 19 XII.

1953. Производительность и типы пойменных дубрав Марийской АССР // Лесное хозяйство. № 5. С. 40—41.

Явление морозобоя дуба в связи с воспитанием дубрав // Лесное хозяйство. № 1. С. 37—40.

1954. Методические указания для дипломного проектирования по специальности «Лесное хозяйство». Йошкар-Ола: Изд-во Поволжск. лесотех. ин-та. 50 с. (Совместно с А. Р. Чистяковым).

Пойменные дубравы лесной зоны. М.; Л.: Гослесбумиздат. 84 с.

Формирование смешанных древостоев на свежих гарях // Лесное хозяйство. № 10. С. 26—31. (Совместно с А. Александровым).

1955. Опыт сортировки желудей по их удельному весу // Лесное хозяйство. № 9. С. 81—86.

1956. Влияние гидротехнических сооружений на продуктивность лесов // Лесное хозяйство. № 5. С. 12—17. (Совместно с А. И. Князевым).

Рациональное использование порослевых молодняков дуба в колхозных лесах Марийской АССР для шелководства // Сб. тр. Поволжск. лесотех. ин-та. № 51. С. 47—56. (Совместно с М. А. Смирновым).

1957. Долина реки Волги // Природа Марийской АССР. Йошкар-Ола: Маркнигоиздат. С. 62—67.

Защитно-водоохранная служба прирусловых лесов и принципы хозяйства, ее повышающие. А. С. № 7351.

Многоформенность желудей дуба черешчатого и ее влияние на их посевные качества // Сб. тр. Поволжск. лесотех. ин-та. № 52. С. 227—229.

Пойменные дубравы Марийской АССР // Природа Марийской АССР. Йошкар-Ола: Маркнигоиздат. С. 114—118.

Роль прирусловых лесов запретных полос рек лесной зоны и хозяйство в них // Лесное хозяйство. № 8. С. 28—32.

1958. Лесорастительные условия и типы лесов Учебного лесхоза Поволжского лесотехнического института. Йошкар-Ола: Изд-во Поволжск. лесотех. ин-та. 36 с. (Совместно с А. Р. Чистяковым).

О влиянии подтопления на состояние лесных насаждений // Сб. тр. Поволжск. лесотех. ин-та. № 53. С. 19—30. (Совместно с Г. К. Незабудкиным, В. Н. Смирновым).

Сб. вопросов и упражнений по лесоводству. Уч. пособие для студентов лесохозяйственной специальности. Йошкар-Ола: Изд-во Поволжск. лесотех. ин-та. 130 с. (Совместно с А. Р. Чистяковым, Б. М. Алимбеком, Т. И. Малочкой).

1959. Типы лесов Марийской АССР и сопредельных районов. Йошкар-Ола: Маркнигоиздат. 76 с. (Совместно с А. Р. Чистяковым).

1960. Деревья — летописцы погребенных почв // Природа. № 1. С. 102—103.

Развитие придаточных корней в песчаном аллювии древесными и кустарниковыми породами южной тайги // Бот. журн. Т. 45. № 10. С. 1516—1522.

Сб. вопросов и упражнений по лесоводству. Йошкар-Ола: Маркнигоиздат. 120 с. (Совместно с А. Р. Чистяковым, Б. М. Алимбеком, Т. И. Малочкой).

Сохранить дубравы севера // Лесное хозяйство. № 2. С. 12—14.

1961. Рост и продуктивность дубрав на пределе их распространения в Кировской области // Сб. тр. Поволжск. лесотех. ин-та. № 55. С. 27—40.

1963. Защитно-водоохранная роль прирусловых лесов и принципы хозяйства в них. М.; Л.: Гослесбумиздат. 140 с.

1965. Возрастная структура и развитие девственных дубрав // Изв. вузов СССР. Лесной журн. № 5. С. 34—36.

Дубравы Марийской АССР, их геоботаническая и лесоводческая характеристика и пути восстановления // Сб. тр. Поволжск. лесотех. ин-та. № 57. С. 11—24.

Сохраним и рационально используем дубовые леса Марийской АССР. Йошкар-Ола: Маркнигоиздат. 60 с.

1966. Дубовые леса Севера: Автореф. дис. ... д-ра с.-хоз. наук. Красноярск. 48 с.

Леса Кировской области // Леса СССР. М.: Наука. Т. 1. С. 341—377.

1967. О возможности селекции дуба черешчатого на устойчивость против образования морозобойных трещин // Совещ. по лесной генетике, селекции и семеноводству. Тез. докл. Петрозаводск. С. 91—94.

1968. Поражаемость древостоев морозобойными трещинами в связи с типами леса // Лесоведение. № 4. С. 56—61.

Типы пойменных лесов южной европейской тайги // Лесное хозяйство. № 9. С. 21—27.

1969. Высшей лесной школе Среднего Поволжья — 50 лет // Лесное хозяйство. № 4. С. 87—88.

Продуктивность дубрав на севере их распространения и меры по ее повышению // Всесоюз. совещ. по вопросам питания древесных растений и повышения продуктивности насаждений. Тез. докл. Петрозаводск. С. 111—112.

1970. Лесоводственные проблемы лесоустройства // Тез. докл. науч.-тех. конф. Йошкар-Ола. С. 3—4.

Морозобой в области континентального лесоводства, его вред, природа и меры борьбы с ним // Матер. науч. конф. по вопросам лесного хозяйства. Пушкино. С. 27—30.

О возможности селекции дуба черешчатого на устойчивость против образования морозобоя // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карелия. С. 236—242.

Северная граница ареала дуба черешчатого в СССР и ее динамика за агрикультурное время // Бот. журн. Т. 55. № 6. С. 815—827.

1971. Взаимосвязь аэродинамических посевных свойств семян сосны и ее влияние на обсеменение вырубок // Изв. вузов СССР. Лесной журн. № 4. С. 9—12. (Совместно с С. А. Денисовым).

О рациональной сортировке желудей // Лесное хозяйство. № 12. С. 37—40.

Узловые проблемы лесоводства в Среднем Поволжье // Тез. докл. науч.-тех. конф. Йошкар-Ола. С. 88—90.

1972. Об улучшении использования лесов Марийской АССР // Охрана природы и использование ее ресурсов в Марийской АССР. Йошкар-Ола: Маркнигоиздат. С. 49—62.

Репродуктивная способность дуба черешчатого на северном пределе его ареала // Сб. тр. Марийск. политех. ин-та. № 59. Йошкар-Ола. С. 194—196.

1973. Анемохория берез пушистой и бородавчатой // Изв. вузов СССР. Лесной журн. № 3. С. 6—9. (Совместно с С. А. Денисовым, Е. К. Кудрявцевым).

Памятка студентам первого курса. Йошкар-Ола. 16 с.

Производительность дубовых лесов на северной границе их распространения // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Л.: Изд-во ЛГУ. Вып. 2. С. 23—30.

Состояние и меры улучшения хозяйства в дубравах лесного и лесостепного Поволжья // Матер. Всесоюз. конф. Минлесхоза. Воронеж. (Совместно с М. Д. Даниловым, Б. М. Алимбеком, М. М. Михайловым).

Типология пойменных лесов // Матер. II Всесоюз. совещ. по лесной типологии. Красноярск. С. 52—54.

Цена растущему лесу // Лесное хозяйство. № 12. С. 72—75.

1974. Влияние типа леса на выход семян из шишек сосны и их посевные качества // Матер. конф., посвященной 100-летию А. П. Тольского. Йошкар-Ола. С. 62—66. (Совместно с С. А. Денисовым).

Памяти учителя профессора А. П. Тольского // Там же. С. 9—11.

Сравнительная экономическая оценка главного и побочного пользования в условиях сосняков сфагновых V и ниже класса бонитета в Марийской АССР // Матер. науч. конф. по итогам работ за 1973 г. Йошкар-Ола. С. 52—53.

1975. Восстановление клюквы четырехлепестной на лесных гарях // Матер. науч. конф. Марийск. политех. ин-та. Йошкар-Ола. С. 64—66. (Совместно с А. В. Ивановым).

Естественное возобновление в сосняках сфагновых Марийской АССР // Матер. конф. по итогам науч. работ за 1974 г. Йошкар-Ола. С. 62—63. (Совместно с А. А. Вакатовым, С. А. Денисовым, Г. Н. Ермаковым и др.).

1976. Лесоводственные проблемы лесоустройства // Лесное хозяйство. № 8. С. 40—43.

Состояние горельников и их классификация в Марийской АССР // Проблемы ликвидации последствий лесных пожаров 1972 года в Марийской АССР. Йошкар-Ола: Маркнигоиздат. С. 34—42.

Уходы в молодняках на гарях в связи с особенностью их формирования // Там же. С. 114—115.

1977. Леса республики и их рациональное использование // Охрана родной природы. Йошкар-Ола: Маркнигоиздат. С. 82—96.

Сравнительная оценка верховых лесопокрытых болот по продуктивности древостоев и клюквы в условиях Марийской АССР и методы такой оценки // Клюква. Вильнюс: Изд-во АН ЛитССР. С. 27—29.

1978. Лесные пожары в Марийской АССР и Горьковском Заволжье // Тез. докл. I Всесоюз. совещ. «Горение и пожары в лесу». Красноярск. С. 38—40.

Об оценке сфагновых сосняков // Лесное хозяйство. № 10. С. 24—27.

1979. Естественное семенное возобновление дуба черешчатого на северном пределе его ареала // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Л.: Изд-во ЛГУ. Вып. 8. С. 19—26.

Лесные пожары в лесном Среднем Заволжье в 1921 и 1972 годах и их уроки // Матер. I Всесоюз. науч.-тех. совещ. «Лесные пожары и их последствия». Красноярск. Ч. 3. С. 16—26.

Типология пойменных лесов южной европейской тайги. Горький: Изд-во ГГУ. 46 с.

1980. Влияние лесоводческих свойств насаждения на образование морозобоя и меры борьбы с ним // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Л.: Изд-во ЛГУ. Вып. 9. С. 36—40.

Послеледниковая динамика северной границы ареала дуба черешчатого в СССР и филоценогенез дубрав Севера // Лесоведение. № 1. С. 3—11.

Шестьдесят лет деятельности Высшей лесной школы Поволжья // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Л.: Изд-во ЛГУ. Вып. 9. С. 11—12.

1981. Макроскопическое строение древесины дуба черешчатого на северном пределе его ареала // Совр. проблемы древесиноведения. Тез. докл. Всесоюз. науч.-тех. конф. Воронеж. С. 33—35.

Преддипломная практика, дипломное проектирование и защита проекта — единый процесс формирования инженера. Матер. науч.-методич. семинара по проблеме адаптации студентов. Йошкар-Ола. С. 15—16.

Сельскохозяйственному освоению лесопокрытых пойменных земель — научную основу // Сб. ст. по итогам НИР за 1979 год. Научные достижения — народному хозяйству. Йошкар-Ола. С. 236—237.

1982. Об одном исследовании // Изв. вузов СССР. Лесной журн. № 6. С. 128—129.

1983. Классификация типов пойменных лесов // Совр. проблемы лесной типологии. Матер. III Всесоюз. совещ. по лесной типологии. Львов. С. 28—29.

1984. Естественному лесовозобновлению — глубокий анализ и содействие // Лесное хозяйство. № 11. С. 21—23.

1985. Борьба с повреждаемостью древостоев морозобоем // Лесное хозяйство. № 2. С. 35—37. (Совместно с А. А. Пучковой).

Изменение лесистости и состава лесов Среднего лесного Заволжья за 150 лет (1830—1980 гг.) // Лесная геоботаника и биология древесных растений. Брянск. С. 31—36.

Оптимизация состава, строения и возрастной структуры лесов // Комплексная целевая программа «Марийский лес». Йошкар-Ола. С. 298—306. (Совместно с В. И. Пчелиным, М. М. Котовым, Е. И. Патрикеевым и др.).

Практикум по лесоведению. Йошкар-Ола. 95 с. (Совместно с С. А. Денисовым, Ю. Г. Мальковым).

Рубки ухода в таежных молодняках // Лесное хозяйство. № 11. С. 36—38. (Совместно с С. А. Денисовым).

1986. К познанию природы морозобоя // Изв. вузов СССР. Лесной журн. № 2. С. 13—17. (Совместно с С. А. Денисовым).

1987. Влияние времени проведения рубок ухода и высоты пня на порослевое возобновление лиственных // Лесное хозяйство. № 8. С. 40—41. (Совместно с Л. И. Майоровым).

Дубравы Волго-Вятского района, их геоботанические и исторические особенности // Структура и динамика растительных сообществ Волго-Вятского региона. Горький: Изд-во ГГУ. С. 4—9.

Лесоводство. Методические указания и рабочая программа по изучению курса для студентов, специальность 1512. Йошкар-Ола. 25 с. (Совместно с Ф. В. Аглиуллиным).

1988. Меры повышения защитно-водоохранных и декоративно-эстетических свойств насаждений // Тез. докл. науч. конф. по итогам научных исследований за 1985—86 учебный год. Йошкар-Ола: Маркнигоиздат. С. 86—87.

1989. Дубравы — памятники природы Марийской АССР // Памятники природы Марийской республики. Йошкар-Ола: Маркнигоиздат. С. 29—31.

Значение деревьев — памятников природы // Там же. С. 43—47.

Слово к читателю // Там же. С. 3—4.

Семьдесят лет Высшей лесной школе Поволжья // Изв. вузов СССР. Лесной журн. № 2. С. 133—135.

Экологические беды от повышения уровня Чебоксарского водохранилища // Комплексная оценка результатов строительства и эксплуатации Чебоксарской ГЭС. Тез. докл. Горький. С. 40—43.

1991. Г. Ф. Морозов и развитие лесоводства в Поволжье // Лесоводство, лесоведение и лесные культуры. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 6—8. (Совместно с Ф. В. Аглиуллиным).

Дубовые леса севера и основы рационального хозяйства в них // Научные основы ведения лесного хозяйства в дубравах. Тез. докл. Всесоюз. конф. Воронеж. С. 75—76.

С. Я. Файзуллина

Марийский государственный университет
Йошкар-Ола

Получено 22 II 1993

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47+57) : 581.5
© 1993

ЕВГЕНИЯ ГЕОРГИЕВНА ПОБЕДИМОВА
(к 20-летию со дня смерти)

S. S. IKONNIKOV, S. K. CHEREPANOV. EVGENIA GEORGIEVNA POBEDIMOVA (TO THE 20-TH ANNIVERSARY FROM HER)

Евгения Георгиевна родилась в 1898 г. в Санкт-Петербурге. В 1916 г. закончила Покровскую гимназию с золотой медалью, в 1917 г. поступила на первый курс математического отделения Бестужевских курсов. В 1918 г. из-за сильного голода уехала из Петрограда в Балашов, где 2 года преподавала в школе. В 1920 г. переехала к матери и сестре в Славгородский уезд Омской губернии, а в 1922 г. вернулась в Петроград. Здесь она поступила на биологическое отделение физико-математического факультета Петроградского университета.

В 1925 г. Евгения Георгиевна была принята на работу в Главный ботанический сад РСФСР сезонным руководителем экскурсий по оранжереям: начался ее длительный и плодотворный путь в ботанике.

В 1928 г. Е. Г. Победимова успешно закончила Ленинградский государственный университет, защитив дипломную работу на тему «Монографическая обработка *Moehringia trinervia* (L.) Clairv.», которая в этом же году была опубликована: это ее первая печатная работа. После окончания университета она была оставлена в сверхштатной аспирантуре при кафедре морфологии и систематики растений. Одновременно работала в Отделе акклиматизации Главного ботанического сада СССР препаратором.

В 1929 г. Е. Е. Победимова стала аспиранткой Академии наук СССР и работала над монографией рода *Stellera* L. В 1930—1931 гг. началась экспедиционная деятельность Евгении Георгиевны: она изучала и собирала растения на юго-востоке Монголии и в Монгольском Алтае; результаты опубликованы в нескольких научных работах. В 1932 г. она участвовала в обследовании прибрежных песков и пустынь залива Кара-Богаз-Гол, где собрала значительный гербарий; научные результаты были опубликованы в 1935 г.

В 1936 г. Е. Г. Победимова была принята в Ботанический институт АН СССР на должность научного сотрудника. В декабре 1936 г. ей без защиты диссертации была присуждена степень кандидата биологических наук, а в 1941 г. она переведена на должность старшего научного сотрудника.

В начале Великой Отечественной войны Евгения Георгиевна помогала фронту — дежурила в госпитале в качестве сиделки. В 1942 г. была эвакуирована в г. Фрунзе, затем в г. Казань, где находилась большая часть сотрудников БИН. К середине 1944 г. Е. Г. возвратилась в Ленинград и активно участвовала в восстановительных работах Ботанического института.

В послевоенный период Е. Г. Победимова была одним из ведущих авторов многотомного издания «Флора СССР», для которого ею были обработаны семейства *Apocynaceae, Asclepiadaceae, Thymelaeaceae, Balsaminaceae,* а также роды *Salvia* L., *Schraderia* Medik. (*Labiatae*); *Galium* L., *Asperula* L. (часть) (*Rubiaceae*); *Cyclamen* L. (*Primulaceae*); *Tripleurospermum* Sch. Bip., *Matricaria* L., *Microcephala* Pobed. и др. (*Asteraceae*). В последние годы жизни ею были опубликованы монографические обработки родов *Honckenya* Ehrh. (*Caryophyllaceae*), *Cakile* Mill. и *Coehlearia* L. (*Brassicaceae*).

Большой вклад внесен Евгенией Георгиевной в создание фундаментального труда «Ботанический Атлас», одним из авторов которого она являлась. Она активно сотрудничала в издании «Списка растений Гербария флоры СССР», для которого ею были написаны заметки для десятков видов высших растений.

Очень много сил и времени отдала Е. Г. Победимова кропотливой редакторской работе: многие годы она была секретарем редакции ежегодника «Ботанические материалы Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР» (т. 15—21, 1953—1961).

Евгения Георгиевна внесла большой вклад в полевое изучение флоры нашей Родины: ею собрано около 15 000 гербарных образцов. Наиболее ценны коллекции растений с Дальнего Востока (Курильские о-ва, южный Сахалин; Хасанский р-н Приморья), с черноморских островов Джарылгач и Сара, из Калининградской обл., с побережий Баренцева и Белого морей, Ладожского озера (особенно с о-ва Валаам).

Следует отметить участие Евгении Георгиевны Победимовой в написании ряда республиканских флор (Белоруссии, Азербайджана, Туркмении) и двух последних изданий «Флоры средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского.

Лебединой песней Е. Г. Победимовой были обработки семейств *Apocynaceae*, *Asclepiadaceae*, *Rubiaceae* и рода *Salvia* L. (*Lamiaceae*) в 3 томе «Флоры европейской части СССР» (1978).

Евгения Георгиевна была человеком с сильно развитым чувством гражданского долга. Ее самоотверженный труд отмечен орденом «Знак Почета», она награждена медалями «За оборону Ленинграда», «За доблестный труд в Великой Отечественной войне» и «В память 250-летия Ленинграда». Е. Г. скончалась на 75-м году жизни 6 мая 1973 г. и похоронена на кладбище г. Зеленогорска, в 70 км от Санкт-Петербурга.

Евгения Георгиевна Победимова была высококвалифицированным специалистом, отзывчивым и добрым человеком. В сердцах знавших ее коллег она остается человеком, на всю жизнь преданным своей науке — ботанике.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Е. Г. ПОБЕДИМОВОЙ

1928

Монографическая обработка *Moehringia trinervia* (L.) Clairv. // Изв. Гл. бот. сада СССР. Т. 27. Вып. 2. С. 198—214.

1929

Влияние электрического освещения на развитие *Stellaria media* (L.) Cyr. // Изв. Гл. бот. сада СССР. Т. 28. Вып. 1-2. С. 75—94.

1931

Восточная партия Ботанического отряда Монгольской экспедиции // Экспедиция Всесоюз. Академии Наук. 1931. М. С. 87—92.

Произвольное изменение деятельности циклов развития при электрическом свете // Изв. Гл. бот. сада СССР. Т. 30. Вып. 1-2. С. 147—188.

1933

Гуттация у зимующих почек *Cerastium dahuricum* Fisch. // Бот. журн. Т. 18. № 1-2. С. 52—54.

Рекогносцировочные ботанические исследования в юго-восточной Монголии // Тр. Монгольской комиссии АН СССР. № 9. С. 1—66.

1935

Растительность прибрежных пустынь и песков залива Карабугаз // Тр. Почвенного ин-та АН СССР. Т. 11. С. 321—357.

Растительность центральной части Монгольского Алтая // Тр. Монгольской комиссии АН СССР. № 19. С. 1—77.

1936

Кавказские цикламены как объект садоводческой практики // Природа. № 10. С. 76—88.

1937

К биологии развития кавказских цикламенов // Сов. ботаника. № 4. С. 76—82.

1941

Новый род *Restella* Pobed. и его происхождение // Бот. журн. Т. 26. № 1. С. 35—43.

О женьшене // Природа. № 2. С. 75—77.

Реферат: Fritz Classah. Monographie der Gattung *Cyclamen* auf morphologisch cytologischen Grandlage. Planta, 30, 3 (1939): 507—550 // Сов. ботаника. № 3. С. 179—180.

1945

О биологии цветения видов секции *Anandria* Hoffm. рода *Gerbera* Gron. // Бот. журн. Т. 30. № 5. С. 217—232.

1946

О новом виде цикламена // Бот. матер. БИН АН СССР. Т. 9. Вып. 4—12. С. 248—251.

1948

К систематике крымско-кавказских цикламенов // Бот. журн. Т. 33. № 2. С. 220—229.

1949

Новые виды рода *Typha* L. // Бот. матер. БИН АН СССР. Т. 11. С. 1—19.

Новый вид рода *Molinia* Schrenk на Украине // Там же. С. 34—37.

Новый вид тюльпана из Средней Азии // Там же. С. 62—63.

Новый вид лука из Средней Азии // Там же. С. 64—65.

Новые виды рода *Apocynum* L. // Там же. С. 129—133.

Об одном новом виде рода *Impatiens* L. с Дальнего Востока // Бот. журн. Т. 34. № 1. С. 65—68.

Сем. *Thymelaeaceae* Juss. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 15. С. 431—515.

Сем. *Balsaminaceae* A. Rich. // Там же. С. 624—634.

Impatiens nolitangere L. var. *minutiflora* Meish., *Thymelaea passerina* (L.) Coss. et Germ., *Daphne alboviana* Woron., *D. glomerata* Lam., *Diarthron linifolium* Turcz., *Apocynum russanovii* Pobed., *A. sibiricum* Pall. // Список растений Гербария флоры СССР. М.: Л.: Изд-во АН СССР. Т. 11. С. 133—134, 134—135, 135—136, 136, 139—140, 140—141.

1950

Новые виды кавказской флоры // Бот. матер. БИН АН СССР. Т. 12. С. 13—24.

Новые виды рода *Daphne* с Кавказа // Там же. С. 134—143.

Новый род *Stelleropsis* Pobed. из сем. *Thymelaeaceae* // Там же. С. 144—163.

Сем. *Thymelaeaceae* Juss. // Флора Туркмении. Ашхабад: Изд-во Туркм. филиала АН СССР. Т. 5. С. 179—193.

Сем. *Thymelaeaceae* Juss. // Флора БССР. Минск: Сельхозгиз. Т. 3. С. 424—426.

Cyclamen vernum Sm. s. str. и близкие к нему виды // Бот. матер. БИН АН СССР. Т. 13. С. 179—198.

1951

Новые виды рода *Vincetoxicum* Moench во флоре СССР // Бот. матер. БИН АН СССР. Т. 14. С. 280—285.

Род *Cyclamen* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 18. С. 279—290.

Сем. *Apocynaceae* Juss. // Там же. С. 645—662.

Сем. *Asclepiadacear* R. Br. // Там же. С. 663—718.

1953

Золотарник (*Solidago* L.) // Каучук и каучуконосы. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 2. С. 582—591.

К познанию рода *Cakile* Mill. // Бот. матер. БИН АН СССР. Т. 15. С. 62—77.

Об изменениях некоторых родовых названий евразиатских представителей семейств *Asclepiadaceae* и *Apocynaceae* // Там же. С. 208—213.

Typha grossheimii Pobed., *Cakile euxina* Pobed., *Tragopogon heterospermum* Schweig., *Antitoxicum scandens* (Somm. et Lev.) Pobed., *A. sibiricum* (L.) Pobed., *Cynanchum acutum* L. // Список растений Гербария флоры СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 12. С. 114—115, 116—117, 174, 152—153, 153, 154.

1954

Об иранских видах рода *Dendrostellera* Van-Tiegh. // Бот. матер. БИН АН СССР. Т. 16. С. 245—257.

Род *Salvia* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 21. С. 244—363.

Род *Schraderia* Medic. // Там же. С. 363—374.

Сем. *Liliaceae, Thymelaeaceae, Apocynaceae, Asclepiadaceae, Balsaminaceae, Elaeagnaceae, Cuscutaceae, Convolvulaceae, Polemoniaceae, Iridaceae, Typhaceae*; род *Salvia* // П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. 8-е изд. М.; Л.: Изд-во с.-хоз. лит. С. 661—681, 376—377, 432—434, 434—436, 289, 377—378, 436—440, 435—436, 440—441, 681—685, 706—707, 517—519.

1955

Памяти Зинаиды Викторовны Кобылецкой (1880—1957) // Бот. журн. Т. 43. № 9. С. 1359—1361.

Род *Asperula* L. (часть) // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 23. С. 265—285. (Совместно с Б. К. Шишкиным).

Род *Galium* L. // Там же. С. 287—381.

Род *Microphysa* Schrenk // Там же. С. 286—287.

Состав, распределение по районам и хозяйственное значение флоры Калининградской области // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Вып. 10. С. 225—329.

1959

Критические заметки по некоторым видам флоры СССР // Бот. матер. БИН АН СССР. Т. 19. С. 20—45.

О растениях, собранных в 1956 г. на побережье Баренцева и Белого морей // Там же. С. 572—594. (Совместно с О. Н. Станищевой и И. Н. Дроздовой).

1960

Новый вид рода *Tripleurospermum* с Кавказа // Бот. матер. БИН АН СССР. Т. 20. С. 490—492.

Обзор рода *Honkenya Ehrh.* // Там же. С. 142—162.

Род *Matricaria* L. // Флора Туркмении. Ашхабад: Изд-во Туркм. филиала АН СССР. Т. 7. С. 94—96.

Род *Tripleurospermum* Sch. Bip. // Там же. С. 96—98.

1961

Заметки по систематике некоторых родов сем. *Compositae* (трибы *Anthemideae*) // Бот. матер. БИН АН СССР. Т. 21. С. 343—358.

Интересные флористические находки на Дальнем Востоке // Бот. журн. Т. 46. № 9. С. 1342—1343.

Первое дополнение к обработке рода *Salvia* L. во «Флоре СССР» // Бот. матер. БИН АН СССР. Т. 21. С. 343—358.

Род *Galium* L. // Флора Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР. Т. 8. С. 22—49.

Род *Callipeltis* Stev. // Там же. С. 52—53.

Род *Leptunis* Stev. // Там же. С. 53.

Род *Asperula* L. // Там же. С. 54—82.

Род *Tripleurospermum* Sch. Bip. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 26. С. 157—184.

Род *Microcephala* Pobed. // Там же. С. 152—157.

Род *Cotula* L. // Там же. С. 418—421.

Род *Matricaria* L. // Там же. С. 147—152.

1962

A note of the genera *Vincetoxicum* Walter and *Alexitoxicum* Saint-Lager // Taxon. Vol. 11. N 5. P. 173—174.

1963

Общий обзор рода *Cakile* Mill. // Бот. журн. Т. 48. № 12. С. 1762—1775.

Памяти Бориса Константиновича Шишкина // Изв. СО АН СССР. 8. Сер. биол.-мед. наук. Вып. 2. С. 152—154. (Совместно с Л. П. Сергиевской).

Род *Gerbera* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 28. С. 589—591.

Род *Leibnitzia* Cass. // Там же. С. 592—595.

Род *Uechtrizia* Freyn // Там же. С. 595—598.

Сем. *Trilliaceae, Gentianaceae, Apocynaceae, Asclepiadaceae, Menyanthaceae, Rubiaceae, Typhaceae, Butomaceae, Liliaceae, Amaryllidaceae, Iridaceae, Orchidaceae, Araceae, Lemnaceae, Commelinaceae, Juncaceae* // Ботанический атлас. М.; Л.: ЛО Сельхозиздата. С. 284, 216, 218—219, 217—218, 217, 242, 291, 292, 278—284, 286—287, 285—286, 287—288, 288—289, 289—290, 278, 291—292.

Galium ceratopodum Boiss. во флоре СССР // Бот. матер. БИН АН СССР. Т. 22. С. 218—219.

1964

Второе дополнение к обработке рода *Salvia* L. во флоре СССР // Нов. сист. высш. раст. (1964). С. 279—283.

О приморских элементах флоры побережий Ладожского озера // Бот. журн. Т. 49. № 10. С. 1402—1407.

Род *Cakile* Mill. (специальная часть) // Нов. сист. высш. раст. (1964). С. 90—128.

Сем. *Liliaceae, Thymelaeaceae, Apocynaceae, Asclepiadaceae, Balsaminaceae, Elaeagnaceae, Cuscutaceae, Convolvulaceae, Polemoniaceae, Iridaceae, Rubiaceae, Typhaceae*; род *Salvia* // П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л.: Колос. С. 650—672, 366—367, 418—419, 419—421, 283, 367—368, 422—425, 421—422, 425—426, 669—672, 511—517, 693—694, 489—500.

1965

Борис Константинович Шишкин как ученый // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 70. Вып. 3. С. 107—109.

Первое дополнение к обработке рода *Tripleurospermum* Sch. Bip. во флоре СССР // Нов. сист. высш. раст. (1965). С. 242—245.

1966

Новый вид рода *Hedinia* Ostenf. с Алтая // Нов. сист. высш. раст. (1966). С. 115—121.

Cakile lapponica Pobed., *C. arctica* Pobed., *C. baltica* (Jord. ex Rouy et Fouc.), Pobed., *Galium palustre* L., *G. palustre* var. *subalpinum* Pobed., *G. volgense* Pobed., *G. hercinicum* Weig., *G. krylovii* Iljin, *G. articulatum* Lam., *G. ceratopodum* Boiss., *G. tauricum* (Willd.) Roem. et Schult., *G. aparine* L., *G. spurium* L., *G. triflorum* Michx., *G. spurium* var. *vailantii* (DC.) Green. et Godr., *G. verum* L. × *G. mollugo* L., *G. dahuricum* Turcz., *G. uliginosum* L., *G. schultesii* Vest. // Список растений Гербария флоры СССР. Л.: Наука. Т. 16. С. 90, 90—91, 114, 116, 115, 113, 116, 119—120, 113, 112, 113, 118, 117, 116, 115—116, 119.

Флористические исследования на о. Валаам // Бот. журн. Т. 51. № 4. С. 495—508. (Совместно с В. Н. Гладковой).

1967

Двуушник приморский (*Othanthus maritimus* (L.) Hoffmans. et Link) — редкое растение в СССР // Бот. журн. Т. 52. № 4. С. 543—546.

Дополнительный список печатных работ члена-корреспондента АН СССР Б. К. Шишкина // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 72. Вып. 2. С. 135—138.

Salvia pratensis L., *S. dumetorum* Andrz., *S. seravschanica* Rgl. et Schmalh., *S. officinalis* L., *S. aethiopis* L., *S. glutinosa* L., *S. verticillata* L., *S. spinosa* L., *S. grandiflora* Etling, *S. armeniaca* (Bordz.) Grossh., *S. adenostachys* Juz., *S. pachystachya* Trautv.; *Schraderia korolkovii* (Rgl. et Schmalh.) Pobed., *S. dracocephaloides* (Boiss.) Pobed., *S. bucharica* (M. Pop.) Nevski, *Cyclamen abchasicum* (Medw. ex Kusn.) Kolak. // Список растений Гербария флоры СССР. Л.: Наука. Т. 17. С. 80, 80, 79, 77, 79, 78—79, 81, 79, 77, 81, 78, 78, 82, 82, 81, 72.

1968

Glaucocochlearia — новый род семейства *Cruciferae* // Нов. сист. высш. раст. С. 136—139.

Несколько слов о роде *Vincetoxicum* Wolf // Там же. С. 178—179.

Новый вид ясколки с Урала // Там же. С. 106—109.

Новые виды рода *Cochlearia* L. // Там же. С. 130—135.

1969

О работе академика В. Л. Комарова в Ботаническом институте АН СССР // Бот. журн. Т. 54. № 10. С. 1484—1490.

1970

Обзор рода *Cochlearia* L. I // Нов. сист. высш. раст. (1969). Т. 6. С. 67—106.

1971

Новые таксоны флоры СССР. 1 // Нов. сист. высш. раст. (1970). Т. 7. С. 167—195.

Обзор рода *Cochlearia* L. II // Там же. С. 167—195.

Camassia quamash (Pursh) Greene — новое заносное растение Кавказа // Нов. сист. высш. раст. Т. 8. С. 119—125.

1972

Новые таксоны флоры СССР. 2 // Нов. сист. высш. раст. Т. 9. С. 243—248.

Список растений Гербария флоры СССР. Т. 19. Вып. 103. С. 1—22. (Весь выпуск — 50 видов — написан Е. Г. Победимовой и посвящен растениям морских побережий СССР. — *С. И., С. Ч.*).

1973

Новые таксоны флоры СССР. 3 // Нов. сист. высш. раст. Т. 10. С. 339—341.

О двух видах рода *Galium* L. ряда *Borealia* Pobed. // Там же. С. 237—240.

1978

Род *Salvia* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука. Т. 3. С. 173—181.

Сем. *Apocynaceae* Juss., *Asclepiadaceae* R. Br., *Rubiaceae* Juss. // Там же. С. 47—50, 50—57, 88—118.

С. С. Иконников, С. К. Черепанов

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 VII 1993

УДК 92 : (47 + 57) : 581.1 © Бот. журн., 1993 г., т. 73, № 11

ВЛАДИМИР НИКОЛАЕВИЧ ЛЮБИМЕНКО
(к 120-летию со дня рождения)

K. V. MANOYLENKO. VLADIMIR NIKOLAEVICH LUBIMENKO (TO THE 120-TH ANNIVERSARY FROM HIS

В. Н. Любименко (1873—1937) является одним из наиболее видных ботаников-физиологов первой половины XX в. Он прокладывал новые пути в изучении биологии растений, в познании их разнообразия в природе, удачно сочетая теоретические и практические аспекты исследований. Это был талантливый организатор науки, создатель фитофизиологических школ в России и на Украине, способствовавший развитию международных научных контактов. Среди его иностранных корреспондентов встречаем имена G. Bonnier, W. Garner, F. Gustafsson, R. Combes, H. Molisch, E. Scott.

Любименко развил и приумножил ботанические знания, полученные от своих учителей в крупнейших ботанических лабораториях. Его учителями были И. П. Бородин и А. С. Фаминцын в России, E. Strasburger в Германии и G. Bonnier во Франции.

В 1922 г. Академия наук СССР избрала его в число своих членов-корреспондентов, в 1927 г. такой же чести удостоило Американское общество фитофизиологов. В 1929 г. Любименко становится академиком АН Украины.

Владимир Николаевич родился 17 (5) января 1873 г. в с. Вейделевке (ныне Белгородской обл.). В 1898 г. он закончил Лесной институт в Петербурге с золотой медалью, присужденной ему за работу «Об отложениях кристаллов щавелевокислого кальция в органах цветка», и был оставлен стипендиатом при кафедре лесоводства для совершенствования знаний. Однако интерес к ботанике, вызванный блестящими лекциями И. П. Бородина, и стремление к исследовательской и преподавательской работе именно в этой области побуждают его поступить в 1900 г. вольнослушателем в Петербургский университет, что давало официальное право на преподавание.

Университет В. Н. закончил в 1902 г. и, получив должность ассистента в Лесном институте, проводил практические занятия по ботанике (Бородин, 1905).

В 1903 г. он совершенствовал свои знания в Боннском университете, где изучал цитологию под руководством E. Strasburger, а с 1904 по 1908 г. работал в Фонтенбло в биологической лаборатории G. Bonnier, который оказал решающее влияние на формирование его научных интересов в направлении взаимодействия физиологии растений с экологией. Здесь В. Н. исследовал вопрос о светолюбии и теневыносливости растений и выполнил экспериментальную часть своей известной работы «О чувствительности хлорофиллоносного аппарата светолюбивых и теневыносливых растений» (1905).

На 100-летнем юбилее Никитского ботанического сада, основанного Х. Стевеном в 1812 г., Любименко (1913 : 45) говорил: «На далекой окраине нашего отечества сто лет тому назад был зажжен светильник знания; будем же благодарны всем, кто поддерживал его священный огонь до наших дней, и пожелаем ему еще ярче гореть в будущем на благо нашей дорогой Родины». Надо помнить, что в «поддержании этого огня» была велика роль самого В. Н. В 1908—1914 гг., работая в Крыму, в Никитском ботаническом саду, он осуществил обширный комплекс разнообразных исследований научного и прикладного характера по физиологии растений, сельскому хозяйству и плодоводству (1910, 1911, 1915).

Любименко создал первую в Никитском ботаническом саду экспериментально-физиологическую лабораторию, где занимался изучением пигментов. Некоторые из работ этого цикла он выполнил совместно с Н. А. Монтеверде, с которым имел творческие и дружеские связи. В. Н. участвовал в перепланировке сада, в создании знаменитой пальмовой аллеи, опубликовал путеводитель по нижнему парку (1912). Несомненную ценность имеет составленный им список деревьев и кустарников, разводимых в Никитском саду. Список включает в себя 704 вида, принадлежащих к 238 родам. Любименко не ограничился их простым перечнем. Он собрал, систематизировал и привел те сведения о растениях сада, которые представляют интерес для акклиматизации (Любименко, 1909): это данные о родине растения, времени его введения в культуру, заметки о росте, цветении, плодоношении, выносливости по отношению к низкой температуре, сухости почвы.

В 1910 г. в Петербургском университете Любименко защитил диссертацию на степень магистра ботаники на тему «Содержание хлорофилла в хлорофилловом зерне и энергия фотосинтеза». Спустя 2 года, получив от Академии наук Бёйтензоргскую стипендию, он осуществил мечту каждого ботаника — совершил путешествие в тропики, которое продолжалось несколько месяцев. В. Н. покинул Никитский сад в декабре 1912 г., а возвратился туда осенью 1913 г. За время командировки он посетил Австралию, Новую Зеландию, о-в Ява, ознакомился с ботаническими садами этих мест, провел сравнительное исследование содержания хлорофилла в листьях тропических растений, собрал и привез в Россию ценные ботанические коллекции. Он вел дневник, излагал свои впечатления в письмах к жене Инне Ивановне Любименко — видному историку, дочери академика И. П. Бородина. Эти материалы представляют самостоятельный историко-научный интерес. В них отражены своеобразие природы тропиков, быт и нравы жителей Австралии и о-ва Ява начала XX в.; они помогают понять личность ученого, его мировоззрение, взгляды, вводят в его духовный мир.[1]

С 1914 г. начался новый этап в деятельности Любименко. Он приступил к работе в Петербургском ботаническом саду Петра Великого (с 1931 г. — Ботанический институт АН СССР, в 1940 г. институту присвоено имя В. Л. Комарова), которую продолжал до последних лет жизни, пройдя путь от консерватора до заведующего отделом экспериментальной ботаники. Все эти годы его исследования распространялись на различные области физиологии и биохимии растений, теоретической и прикладной ботаники. Основное же внимание было обращено на процесс фотосинтеза и его аппарат — пигменты, на ту главную, по его словам, «ось, вокруг которой вращаются все проявления жизни на Земле» (Любименко, 1963, т. 1 : 529). Следуя направлениям в разработке вопросов воздушного питания растений, заложенным А. С. Фаминцыным, К. А. Тимирязевым и М. С. Цветом, Любименко существенно расширил знания о путях образования хлорофилла в листе, получил новые данные о его строении, химических и оптических свойствах, разработал представление о хлоропласте как целостной светочувствительной белково-пигментной системе. Он установил соотношение между зелеными и желтыми пигментами в листе, предложил классификацию пигментов хромопластов, дал первые количественные определения хлорофилла у водорослей (1921, 1924б). Позднее работы по пигментам в Ботаническом институте были продолжены. Д. И. Сапожников внес значительный вклад в изучение каротиноидов, их строения, превращений, роли в фотосинтезе (Сапожников и др., 1962; Сапожников, 1967).

---

[1] Санкт-Петербургский филиал Архива РАН (далее СПб. ФА РАН). Ф. 294. Оп. 1. № 16.

Любименко провел огромную по своим масштабам и трудоемкости работу — изучил более 600 видов растений, определил содержание хлорофилла в их листьях. Листья для анализа отбирались у растений тропиков и умеренного пояса в условиях их природных местообитаний. Он установил, что при продвижении растений от полюсов к экватору количество хлорофилла в листьях светолюбов уменьшается, а в листьях тенелюбов увеличивается. Явление накопления хлорофилла у теневых растений ученый оценивал как приспособление для использования слабого света в затененных местах. Материалы о географических закономерностях изменений в содержании хлорофилла у растений Любименко включил в диссертацию на соискание ученой степени доктора ботаники, которую защитил в 1917 г. В этой работе под заглавием «О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения» (1916), удостоенной Академией наук премии им. М. Н. Ахматова, автор представил концепцию развития пигментов пластид, где утверждалось положение о влиянии внутренних и внешних факторов на процесс фотосинтеза и его аппарат. Он также обратился к рассмотрению проблемы физиологической самостоятельности пластид. С учетом опыта Фаминцына он предложил свои методы экспериментального изучения, выделения пластид, определил наиболее пригодные среды (1917, 1935). Значение этих исследований В. Н. связывал не только с задачами познания процесса фотосинтеза, но и с разрешением «некоторых капитальных вопросов наследственности» (Любименко, 1917 : 48).

Эти направления научного поиска складывались в тот период, когда физиологические и биохимические особенности растений в географическом, экологическом и эволюционном аспектах еще только становились предметом специального изучения. Идеи и подходы В. Н. были восприняты учеными и в последующие годы получили развитие (Бриллиант и др., 1957; Лукьянова, 1982; Попова и др., 1989).

Изучая процесс фотосинтеза и накопления органических веществ, Любименко исходил из мысли о взаимосвязи функций в организме растения. Он говорил, что фотосинтез «представляет лишь одно из звеньев той цепи, которая связывает в одно целое все жизненные процессы, совершающиеся на Земле» (Любименко, 1963, т. 1 : 529). Принцип целостности функциональной системы растения, который Любименко утверждал в своих исследованиях, находился в русле общебиологической проблемы целостности организма.

Новизна этой серии его работ состояла в определении светового порога для фотосинтеза по напряженности света, в экспериментальном обосновании понятия «функциональная энергия» листа, в установлении зависимости фотосинтеза от раздражения протоплазмы (1921б, 1933б).

Любименко был первым ученым не только в России, но и за рубежом, который после Тимирязева специально обратился к изучению эволюции фотосинтеза, связав ее с формированием пигментной системы. Он разработал концепцию возникновения хлорофиллоносного аппарата и фотосинтеза, выделил ряд последовательных этапов. Опираясь на исследования С. Н. Виноградского, он проводил мысль о филогенетической связи процессов хемосинтеза и фотосинтеза, указывал на вторичное, более позднее происхождение последнего. Он писал: «Чтобы построить пластиду или даже только пигментную систему с хлорофиллом, растение уже должно было обладать другим способом построения органического вещества, способом более простым, не требующим специализированного органа для поглощения энергии» (Любименко, 1963, т. 1 : 530).

На протяжении ряда лет он углублял, дополнял свою гипотезу, обосновывал ее новыми материалами, данными специально проведенных исследований, в частности, о пигментной системе и питании пурпурных и зеленых бактерий (1923а, 1924а, 1933а, 1935, 1937).

Любименко высказал предположение, что переход от хемосинтеза к фотосинтезу следует искать у цветных серных бактерий. Свои представления он изложил в докладе «О хлорофилле и генезисе фотосинтетического аппарата растения», с которым выступил на Четвертом международном ботаническом конгрессе в США (г. Итака) в 1926 г. Позднее было получено подтверждение его взглядов. Микробиолог С. van Niel (1931) исследовал биологию различных форм пурпурных и зеленых бактерий, их способность к фотосинтезу, показал его особенности. Значение имели и работы самого автора концепции эволюции фотосинтеза, открывшего возможность зеленения в темноте у хвойных и других растений, стоящих на низших ступенях системы (1933а).

В наиболее развернутом виде схему исторического развития процесса синтеза органического вещества, рассматриваемого в качестве процесса космического порядка, ученый представил в монографии «Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире» (1935).

После смерти В. Н. другие исследователи продолжили изучение происхождения и эволюции фотосинтеза. Более подробно история вопроса дана Е. М. Сенченковой (1968, 1974).

Возникновение аппарата фотосинтеза Любименко расценивал как крупное прогрессивное приобретение: «Растение получило возможность использовать минеральную среду всей поверхности земного шара и распространить синтез органического вещества повсюду, куда достигает солнечный луч» (Любименко, 1923а : 1019).

Исследуя вопросы воздушного питания растений, их приспособления к световому режиму, Любименко подходил к обсуждению и постановке общебиологических, эволюционных тем. При этом всякий раз проявлялись оригинальность его мышления, творческий подход естествоиспытателя. Это относится к его взглядам на проблемы симбиоза (анализ см.: Хахина, 1979), прогрессивного развития. Он справедливо указывал, что усложнение организации организмов — условие прогресса, но не решающее. Он рассмотрел вопрос о зависимости прогрессивного развития от среды и обосновал ведущую роль естественного отбора. Затрагивая критерии прогресса, ученый в качестве одного из них выдвигал степень приспособленности организмов к условиям среды для повышения выживаемости, что соответствовало учению А. Н. Северцова о морфофизиологическом прогрессе. Сохраняют интерес и суждения В. Н. о растительном мире как едином комплексе, созвучные идеям В. И. Вернадского. Любименко говорил об основной «тенденции живой материи наполнить жизнью всю доступную среду между организмами разных ступеней организации», их сложных связях, устойчивости растительного мира.[2]

Любименко последовательно выступал за развитие экологической физиологии растений. Он обсуждал ее теоретические аспекты, предмет и задачи, выделил направления исследований, определил их практическое значение (1934). Обосновывая необходимость эколого-физиологического изучения культурных растений, Любименко (1929) соприкасался с деятельностью Н. И. Вавилова, с поставленной им задачей «разработать учение о биохимической и физиологической систематике культурных растений» (Вавилов, 1960 : 69).

Признание получили труды В. Н. о связи между состоянием пигментной системы, напряженностью света, необходимого для фотосинтеза, и экологическим типом растения. Им показано, что различие между теневыносливыми и светолюбивыми растениями состоит в способности накапливать большее или меньшее количество хлорофилла в хлоропласте. Именно эту способность он оценил как адаптацию растения к тем разнообразным условиям освещения, которые встречаются в природе. Он установил наличие одинакового приспособительного механизма реагирования на факторы среды у водорослей и высших растений, сущность которого состоит в соответствующем увеличении или уменьшении количества пигментов в пластиде в зависимости от напряженности освещения (1923б, 1926б).

---

[2] СПб. ФА РАН. Ф. 294. Оп. 1. № 37. Л. 14.

Теоретические и экспериментальные исследования Любименко в 20—30-х годах были посвящены также проблеме фотопериодизма, ее обсуждению с эволюционных позиций. В соавторстве с О. А. Щегловой (Любименко, Щеглова, 1927), а позднее и Е. Д. Бусловой (Любименко, Буслова, 1937) он выполнил работы, в которых рассматривались адаптивные свойства фотопериодической реакции, ее происхождение, связь с географическим положением растения.

В. Н. исследовал роль гормонов в репродуктивном развитии растений. Анализ этих его работ дает основание считать, что их значение в создании общей концепции участия гормональных веществ в процессах развития растений, их регуляторной функции более значительно, чем это отражено в историко-биологической литературе. Любименко выступал за развитие экологической фитофизиологии на основе соединения эксперимента с историческим методом. Его идеи и исследования нашли продолжение в трудах О. В. Заленского (1977, 1982) и его школы.

В. Н. принимал участие в работе Комиссии по изучению естественных производительных сил России, созданной в 1915 г. под председательством А. С. Фаминцына. В ее состав входили И. П. Бородин, В. И. Вернадский, А. П. Карпинский, И. П. Павлов и др.

Вернадский придавал большое значение работе по учету и познанию природных сил окружающей среды. Он писал: «Наша комиссия, образованная Академией наук в грозный момент мировой войны одиннадцать лет назад, имела и имеет задачей усилить и организовать научные искания в этом направлении, поколениями разрозненно и незаметно шедшие в нашей стране. Мы видим ясно сейчас — и не видели раньше, — какая огромная вековая работа совершена этим путем в этой области русскими учеными, внесена в вселенскую жизнь человечества вековой великой русской культурой» (Вернадский, 1989 : 334). Значительна роль Любименко в этой области. Он занимался издательскими делами Комиссии и опубликовал работы о чае, табаке, лекарственных растениях. Позднее он принял участие в написании разделов и редактировании коллективной монографии «Растительное сырье СССР» (1932), «Сорные растения СССР» (1933) и др. Любименко много сделал для развития экскурсионного дела в Петрограде, для распространения ботанических знаний в обществе. В соавторстве с М. М. Ильиным и Е. В. Вульфом он создал замечательные книги «Сорные растения наших полей» (1925), «Ранние весенние растения» (1926), «Осенние растения» (1928), сохраняющие интерес и для современного читателя.

Особой и большой заслугой Любименко ботаники считают написание капитального труда «Курс общей ботаники» (1923). И. П. Бородин отмечал его оригинальность, всеобъемлющий характер. Это своего рода энциклопедия данных о видовом и экологическом разнообразии растений, их строении и функциональной активности, проанализированных с точки зрения приспособленности растительного организма к факторам среды. «Курс общей ботаники» был переведен на французский язык и издан в Париже в 1927—1928 гг. с предисловием M. Mol-liard.

На эволюционной основе Любименко выполнил свои главные эколого-физиологические исследования и общебиологические труды «Пластичность растения и процесс видообразования» (1920), «Биология растений. Анализ приспособительной деятельности растения» (1924). На ботаническом материале он провел экспериментальное изучение борьбы за существование как фактора эволюции и высказал суждения о задачах эволюционной физиологии и экологии, впервые определив их практическое значение для научной селекции и акклиматизации растений. Эволюционно-экологическая направленность исследований была определяющей в деятельности созданной и руководимой им ботанической лаборатории в Научном институте им. П. Ф. Лесгафта в 1918—1937 гг. Ученых этого учреждения (К. Н. Давыдов, Н. А. Морозов, В. Л. Омелянский, Л. А. Орбели, И. Д. Стрельников, П. П. Сушкин и др.) объединяла общность задач — познание жизненных процессов организмов, раскрытие основных законов их развития.

Под началом Владимира Николаевича работали коллективы ботаников-физиологов как в Петрограде (Ленинграде), так и в Харькове и Киеве. В составленном им списке учеников и сотрудников содержится более пятидесяти фамилий. Среди них В. А. Бриллиант, Е. Д. Буслова, Е. Р. Гюббенет, А. Н. Данилов, С. С. Фихтенгольц, М. Я. Школьник, О. А. Щеглова; на Украине — А. А. Кузьменко, Ф. Ф. Мацков и др. Они успешно развивали идеи учителя, созданные им программы исследований в области экспериментальной ботаники.

Какие свойства личности Любименко притягивали к нему как научную молодежь, так и уже сформировавшихся ученых? Это — способность объединять исследователей силой своей убежденности и научного энтузиазма, координировать и планировать их работу, определять направления научного поиска, видеть его перспективу, а главное — целеустремленность, глубокий интеллект, энциклопедичность знаний, высокая организованность, неиссякаемое, беспримерное трудолюбие, постоянное общение, взаимодействие с коллегами. В работе мировоззренческого характера «Смерть и бессмертие в биологическом освещении» (1924в) он обратил внимание на защитную функцию интеллекта, на роль научного творчества в жизни личности и общества.

Любименко настойчиво вводил в фитофизиологию принципы эволюционизма: раскрывал адаптивное значение структур и функций растения, выяснял степень их совершенства и распространенность в филогенетическом ряду. Он содействовал проникновению этих подходов в мышление ботаников, внедрению их в практику экспериментальных работ. Он неоднократно выражал недоумение по поводу оторванности фитофизиологии от эволюционных идей. Он отрицательно относился к своеобразному культу редукционистского направления, к стремлению исследователей свести сложные процессы жизнедеятельности растительного организма к простейшим физико-химическим реакциям.

Любименко стремился изменить привычные для его времени взгляды на объект физиологического исследования. Он призывал ученых не ограничиваться задачами, как он говорил, «макрофизиологии», т. е. познанием функциональной деятельности растения лишь на уровне организма. По его мнению, следовало переходить к «микрофизиологии», к выяснению течения процессов жизнедеятельности на уровне органов и клеток. Еще не употребляя термина «уровень организации», он уже активно размышлял об этом. Он осмысливал и пропагандировал фитофизиологическое наследие Ч. Дарвина и подтверждал его тезис о приспособительном характере эволюции. Однако в трактовке причин и механизмов выработки адаптаций долгое время не занимал четкой позиции в духе дарвинизма (Манойленко, 1974, 1975).

О В. Н. Любименко в разные годы, но в основном к памятным датам в пределах общих характеристик жизненного пути и работ писали многие ученые. В 1963 г. в Киеве были изданы его избранные труды в 2 томах под редакцией Е. Д. Бусловой, Н. А. Любинского, Ф. Ф. Мацкова, Я. С. Модилевского, А. С. Оканенко, где помещен список опубликованных им работ, многие из которых были изданы в Германии и Франции.

Однако эволюционные воззрения Любименко, еще при его жизни бывшие предметом дискуссий, противоречивых и даже критических толкований, остаются открытыми для обсуждения. Они еще не получили достаточного рассмотрения и освещения в литературе и особенно во взаимосвязи с главнейшими течениями научной биологической мысли второй половины XIX—первой половины XX столетий и современности.

Этот пробел, как представляется, восполняет подготовленная нами к публикации монография «В. Н. Любименко. Эволюционные, эколого-физиологические, историко-научные аспекты деятельности».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бородин И. П. Ботанический кабинет Лесного института в начале второго столетия его существования. Отчет за 35 лет // Изв. Лесного ин-та. СПб., 1905. Вып. 12. С. 1—160. — *Бриллиант В. А., Коновалов И. Н., Шенников А. П.* Вопросы физиологии и экологии растений в работах института // От Аптекарского огорода до Ботанического института. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 202—215. — *Вавилов Н. И.* Ботанико-географические основы селекции // Избр. тр. в 5 томах. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. II. С. 21—70. — *Вернадский В. И.* Очередная задача в изучении естественных производительных сил // Начало и вечность жизни. М.: Сов. Россия, 1989. С. 333—354. — *Заленский О. В.* Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза // 37-е Тимирязевское чтение. Л.: Наука, 1977. С. 1—56. — *Заленский О. В.* Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза и проблема взаимоотношения с дыханием: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1982. 48 с. — *Лукьянова Л. М.* Эколого-физиологические аспекты изучения пигментной системы растения. II. Влияние эколого-географических условий и систематической принадлежности растений // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 4. С. 409—418. — *Любименко В. Н.* О чувствительности хлорофиллоносного аппарата светолюбивых и теневыносливых растений // Лесной журн. 1905. № 8. С. 1269—1281; № 9. С. 1435—1449. — *Любименко В. Н.* Список деревьев и кустарников, разводимых в Имп. Никитском саду и имеющих техническое или декоративное значение // Зап. Имп. Никитск. сада. 1909. Вып. 3. С. III—XII + 124. — *Любименко В. Н.* Содержание хлорофилла в хлорофильном зерне и энергия фотосинтеза // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоисп. Отд. бот. 1910. Т. 41. Вып. 3. С. 1—267. — *Любименко В. Н.* О влиянии затенения на развитие плодов фруктовых деревьев и винограда // Зап. Имп. Никитск. сада. 1911. Вып. 4. С. 46—69. — *Любименко В. Н.* Путеводитель по нижнему парку Никитского сада. Ялта, 1912. 82 с. — *Любименко В. Н.* Императорский Никитский сад и акклиматизация растений // Зап. Имп. Никитск. сада. 1913. Вып. 5. С. 25—45. — *Любименко В. Н.* К вопросу о культуре лекарственных растений на южном берегу Крыма // Вестн. русск. флоры. 1915. № 3. С. 144—150. — *Любименко В. Н.* О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения // Зап. Акад. наук. 1916. Сер. 8. № 12. С. 1—274. — *Любименко В. Н.* К вопросу о физиологической самостоятельности пластид // Журн. Русск. бот. о-ва. 1917. Т. 2. № 1-2. С. 46—56. — *Любименко В. Н.* О связи хлорофилла с белками пластид // Дневник I Всерос. съезда русск. ботаников в Петрограде в 1921 г. Пгр., 1921а. С. 45. — *Любименко В. Н.* К вопросу о функциональной энергии листа в фотосинтезе // Изв. Пгр. науч. ин-та им. П. Ф. Лесгафта. 1921б. Т. 4. С. 175—187. — *Любименко В. Н.* Курс общей ботаники. Берлин, 1923а. 1056 с. — *Любименко В. Н.* К вопросу о физиологической характеристике световых и теневых листьев // Изв. Пгр. науч. ин-та им. П. Ф. Лесгафта. 1923б. Т. 6. С. 24—36. — *Любименко В. Н.* Материя и растения. Синтез органического вещества в растительном царстве. Л., 1924а. 208 с. — *Любименко В. Н.* О количестве хлорофилла у морских водорослей // Изв. Пгр. науч. ин-та им. П. Ф. Лесгафта. 1924б. Т. 10. С. 127—132. — *Любименко В. Н.* Смерть и бессмертие в биологическом освещении // Изв. Пгр. науч. ин-та им. П. Ф. Лесгафта. 1924в. Т. 10. С. 35—50. — *Любименко В. Н.* Отчет об участии в IV Междунар. бот. конгр. // Изв. АН СССР. 1926а. Сер. 6. № 18. С. 1762—1769. — *Любименко В. Н.* К вопросу о хроматической адаптации // Изв. Пгр. науч. ин-та им. П. Ф. Лесгафта. 1926б. Т. 12. С. 5—30. — *Любименко В. Н., Щеглова О. А.* О фотопериодической адаптации // Журн. Русск. бот. о-ва. 1927. Т. 12. № 1-2. С. 113—162. — *Любименко В. Н.* О необходимости экологического изучения культурных растений // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1929. Т. 34. С. 351—354. — *Любименко В. Н.* К теории процесса приспособления в растительном мире // Природа. 1933а. № 5-6. С. 42—53. — *Любименко В. Н.* О влиянии раздражимости протоплазмы на энергию фотосинтеза // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. IV. Эксперим. ботаника. 1933б. Т. 1. С. 15—38. — *Любименко В. Н.* Экология и физиология // Сов. ботаника. 1934. № 3. С. 31—35. — *Любименко В. Н.* Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 321 с. — *Любименко В. Н.* Двадцать лет советской физиологии растений // Сов. ботаника. 1937. № 5. С. 31—57. — *Любименко В. Н., Буслова Е. Д.* К теории фотопериодизма // ДАН СССР. 1937. Т. 14. Вып. 3. С. 149—152. — *Любименко В. Н.* Избр. тр. в 2 томах. Киев: Изд-во АН УССР, 1963. Т. 1. 613 с.; Т. 2. 681 с. —

Манойленко К. В. Развитие эволюционного направления в физиологиии растений. Л.: Наука, 1974. 254 с. — *Манойленко К. В.* Роль В. Н. Любименко в развитии эволюционного направления в физиологии растений // Из истории биологии. М., 1975. Вып. 5. С. 188—196. — *Попова И. А., Маслова Т. Г., Попова О. Ф.* Особенности пигментного аппарата растений различных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука, 1989. С. 115—139. — *Сапожников Д. И.* Химическое строение каротиноидов и их превращения в растительной клетке // Усп. совр. биол. 1967. Т. 64. Вып. 2 (5). С. 248—267. — *Сапожников Д. И., Эйдельман З. М., Бажанова Н. В., Маслова Т. Г., Попова О. Ф.* К вопросу об участии каротиноидов в процессе фотосинтеза // Тр. БИН АН СССР. 1962. Сер. 4. Вып. 15. С. 43. — *Сенченкова Е. М.* Исследование хлорофилла в трудах В. Н. Любименко и их современное развитие // Физические и химические основы жизненных явлений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 147—212. — *Сенченкова Е. М.* Постановка и развитие проблемы эволюции фотосинтеза // Проблемы эволюционной физиологии растений. Л.; 1974. С. 73—75. — *Хахина Л. Н.* Проблема симбиогенеза. Л.: Наука, 1979. 153 с. — *Van Niel C. B.* On the morphology and physiology of the purple and green sulfur bacteria // Arch. Mikrobiol. 1931. N 1. P. 1—112.

К. В. Манойленко

Институт истории естествознания и техники РАН
Санкт-Петербургский филиал

Получено 3 II 1993

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.94:002.01 : 581.5
© 1993

Research in Progress at the Institute of Ecological Botany, Uppsala University, 1989—1992 / Ed. by M. Diekmann, E. Sjögren and M. Sykes. Meddelanden fran Växtbiologiska institutionen. Uppsala, 1992. N 4. 90 p. (Развитие исследований в Институте экологической ботаники Уппсальского университета, 1989—1992/ Под ред. М. Диекманна, Е. Сьёгрена и М. Сикеса. 1992)

B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA. (A REVIEW). RESEARCH IN PROGRESS AT THE INSTITUTE OF ECOLOGICAL BOTANY, UPPSALA UNIVERSITY, 1989—1992. UPPSALA, 1992

Рецензируемый тематический выпуск журнала содержит информацию о научных исследованиях за последние 4 года в Институте, возглавляемом E. van der Maarel. Выпуск посвящается 80-летию со дня рождения профессора T. Arnborg — крупного шведского фитоценолога-лесоведа, внесшего вклад в классификацию лесов Швеции. В кратком «Введении», написанном директором Института, сообщается, что настоящий выпуск — четвертый в серии «Сообщения о развитии исследований» (Research in progress report); приведен перечень 13 научных программ, которые разрабатываются в Институте, с указанием их руководителей и дат начала выполнения программ. Публикуется также список сотрудников и директората, почетных (emeritus) членов коллектива, находящихся на пенсии, стажеров, докторантов, исследователей-гостей (с кратким пребыванием в Институте, но не менее 1 недели). Список стажеров и гостей свидетельствует о широких международных связях шведских ботаников, с которыми сотрудничают ученые из Америки, Мексики, Нидерландов, Зимбабве, Эфиопии, Китая, Дании, Чехо-Словакии, Германии, Польши, Бельгии, Испании, Франции, Венесуэлы, Ганы, Норвегии, Великобритании. В числе 40 гостей — 2 исследователя из России (Ольга Дениссенко и Александр Маслов) и 3 — из Эстонии (Martin и Kristjan Zobel, Hans Trass).

Основное содержание журнала составляют тезисы отчетов участников разработок (объем тезисов — от нескольких строк до 3 стр.). Содержание этих тезисов мы рассмотрим, сгруппировав их по программам.

1. Растительность и популяционная экология ветландов (1981—). Руководители H. Hytteborn и H. Rydin. Публикуется 5 сообщений. H. Sjörs приводит данные о соотношении массы надземных и подземных частей растений низинного болота. Ch. Hultregen, обсуждая проблему охраны растений, которым угрожает исчезновение, предлагает повысить плотность популяций бобров, которые хорошо регулируют экологию ветландов. В другой работе он сообщает об особенностях стратегий 2 видов осок — *Carex rostrata*, образующего крупные кочки, и мелколдерновинного *C. flava*. H. Hytteborn анализирует возможности управления сукцессиями ветландов в целью улучшения условий жизни водоплавающих птиц (поддержания достаточно высокой доли свободной водной поверхности).

2. Экология водных растительных сообществ (1981—). Руководители P. Snoeijs и K. Wallström. Результаты разработок представлены всего

в 2 сообщениях, написанных ее руководителями. Приводятся данные о роли диатомовых водорослей при обрастании поверхностей у выбросов в море теплых вод АЭС и о фиксации азота и поглощении фосфора синезелеными водорослями в заливе Химмерфиорден. Закономерности обрастания поверхностей в подогретых морских водах предлагается использовать для прогноза формирования альгоценозов в период потепления климата. Интенсивность азотфиксации связана с обеспеченностью водорослей фосфором.

3. Экология растений приморских песчаных дюн (1981—). Руководители M. Sykes и E. van der Maarel. E Wardenaar с соавт. приводят результаты стационарных наблюдений за процессами зарастания деревьями и кустарниками дюн в Нидерландах. Особое внимание уделяется динамике возобновления, хотя факторов, влияющих на отпад всходов, много, и потому интерпретировать полученные популяционные закономерности крайне сложно. V. Noest предпинял попытку имитационного моделирования изменения состава травяных сообществ междюнных ложбин при изменении гидрологического и солевого режима почв.

4. Общая экология растений (1981—). Это достаточно аморфная программа, возглавляемая E. van der Maarel, E. Sjögren, E. Skye и M. Sykes. По-видимому, к этой программе в Институте относят все то, что не удалось поместить в остальные 12. В этом разделе опубликованы сообщения R. Huber о динамике видового состава злаковников на известняках; H. Helmissari — об экологической характеристике доминантов бореальных и суббореальных лесов (с особым акцентом на *Fraxinus excelsior*); Gao Xinrong — об экологической характеристике доминантов восточноазиатских лесов; E. Skye — о происхождении флоры Нордаустендлета и биологических особенностях ее адаптированности к арктическим условиям и о развитии лихеноиндикации загрязнений; H. Rydin — о межвидовой конкуренции у сфагнума (в экологическую нишу *Sphagnum fuscum* входят и мочажинные местообитания, но оттуда он вытесняется типичными мочажинными сфагнами).

5. Взаимоотношения между растительностью и крупными травоядными животными (дата начала разработки программы не указана). Руководители Ch. Skarpe и O. Eriksson. Рассматриваются вопросы не только кормовой базы северного оленя, такие как роль лишайников на древесине в качестве кормов (O. Eriksson) и влияние удобрения лесов на зимние пастбища оленей (O. Eriksson и T. Raunistola), но и такие, как попадание в ткани оленя цезия-137, поглощенного растениями (в первую очередь лишайниками) после Чернобыльской катастрофы (O. Eriksson и B. Jones), и даже аналогичный процесс концентрирования цезия-137 и стронция-90 в тканях кабана и косули в 30-километровой зоне вокруг Чернобыльской АЭС (O. Eriksson). Полагаем, что вопросы радиоактивного загрязнения следовало выделить в самостоятельную программу.

6. Первичные сукцессии (1982—). Руководители H. Hytteborn, E. van der Maarel и H. Rydin. К этой программе относится всего лишь одно сообщение H. Rydin о сукцессиях на новых островах, насыпях на Балтийском море и в дельтах рек. С некоторыми оговорками к этой же программе можно отнести тезисы E. Dias о становлении флоры на Азорских островах.

7. Динамика лесов (1982—). Руководитель H. Hytteborn. Эта проблематика наиболее традиционна для шведской ботаники, и сообщения о разных аспектах динамики лесов наиболее многочисленны. Преобладают работы, выполненные в микро- и мезомасштабе, по выявлению процессов становления леса в окнах (gaps). В той или иной мере этого вопроса, берущего начало в работах R. Sernander (1912),[1] касаются H. Hytteborn (2 сообщения), D. Xiaobing

---

[1] Мы не приводим библиографию работ, цитированных авторами.

и H. Hytteborn, L. Quinghong (2 сообщения), M. Grandin. Исследуется также влияние на лесовосстановление выпаса (Ch. Andersson), поверхностной обработки почвы (T. Raunistola), мышевидных грызунов, служащих агентами распространения желудей (O. Eriksson). Публикуются данные о результатах анализа последствий длительного применения азотных удобрений (2 сообщения O. Kellner), обсуждаются особенности биологии лесных растений — кустарничков *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* (O. Kellner и J. Svensson), *Viola elatior* (E. Rosén, D. Widén), бриофитов (E. Sjögren, H. Rydin).

Обобщающей работой о состоянии лесов борео-неморальной зоны Южной Швеции является сообщение редактора сборника M. Diekmann. Достаточно длительный ряд наблюдений за сукцессией облесения заброшенного пастбища приводят H. Hytteborn и Gao Xinrong.

8. Динамика растительности в аридной зоне (1983—). Руководители Ch. Skarpe, E. van der Maarel, I. Backéus и J. Skoglund. Программа достаточно новая для шведских исследователей, однако выполнение ее столь успешно, что по этой проблеме проведены 2 симпозиума и на их основе выпущен специальный номер журнала «Journal of vegetation science» (1992, № 3) по теме «Динамика и восстановление растительности в сезонном тропическом климате». В этом сборнике публикуются сообщения преимущественно по тематике естественного восстановления аридных экосистем и о возможностях стимулирования этих процессов. Приводятся данные о саваннах (Ch. Skarpe), сухих лесах Эфиопии (T. Bekele, I. Backéus и др., K. Tekle), Танзании (I. Backéus и др.), Коста-Рики (K. Gerhardt), а также о склерофильных средиземноморских сообществах Италии (F. Spada) и опустыненных степях Внутренней Монголии (Ch. Skarpe, Zhang Wei).

9. Динамика ландшафтов по отношению к глобальным изменениям (1983—). Руководители C. Prentice и M. Sykes. Авторы опираются на имитационные модели, позволяющие на основе данных об экологии отдельных видов предвидеть изменения сообществ при потеплении климата (C. Prentice; M. Sykes и др.) или оценивать возможные изменения границ биомов на всей планете (A. Haxeltine). Рассматриваются обратные связи, которые возникнут между изменяющимися климатом и растительностью.

10. Эволюционная экология дизъюнктивных популяций растений (1984—). Руководитель C. Prentice. В наиболее общем контексте проблему рассмотрел руководитель программы. Методы исследования — анализ ДНК и построение пептидных карт, ферментный анализ, морфометрический анализ особей. Объекты — *Festuca ovina* как «ключевой вид» альваров (M. Lönn и др.), *Gypsophila fastigiata* и *Fumana procumbens* (K. Bengtsson; C. Prentice и др.), *Silene vulgaris* и *S. uniflora* (H. Runyeon и др.).

11. Поддержание разнообразия злаковников (1985—). Руководители E. van der Maarel и E. Rosén. Объектом исследований являются луга альваров Швеции, которые в масштабе 1 дм^2 могут считаться самыми насыщенными сообществами мира. Аналогичные свойства и у альваров Эстонии (E. Rosén и M. Zobel). Наиболее важным сообщением из этой группы является статья (самая большая по объему в сборнике) E. van der. Maarel с соавт. о механизмах поддержания видового разнообразия. Приводятся данные экспериментов с удобрениями и выпасом. При улучшении условий почвенного питания обостряется конкуренция за свет и идет обеднение видового состава; при выпасе, напротив, он обогащается. Аналогично подавляют разнообразие видов затенение и полив (R. Huber). Хорошо применяется к этому объекту концепция регенерационной ниши P. Grubb (1977); показаны возможности спектральных оценок биомассы альваров (E. Rosén).

Последние 2 программы: 12. Фенотипическая пластичность у растений (1990—), 13. Экономия ресурсов и поведение растений (1991—), руководимые соответственно P. Redbo-Torstensson и S. Karlsson, указаны как дополнительные. Каждая представлена одним сообщением, написанным руководителем данной программы.

Для читателей Ботанического журнала, основная часть которых — ботаники из России и стран СНГ, где в настоящее время условия для развития науки далеко не лучшие, ознакомление с масштабом работ Института экологической ботаники в Уппсале — пример, достойный подражания в будущем. Сильное впечатление производит уровень международного сотрудничества шведских коллег, которые исследуют объекты далеко за границами своей страны и активно сотрудничают с учеными десятков стран мира.

Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова

Башкирский университет
Башкирский подагогический институт
Уфа

Получено 23 II 1993

ХРОНИКА

УДК (063) 92
© 1993

ВТОРЫЕ НАУЧНЫЕ ЧТЕНИЯ ПАМЯТИ Р. Е. ЛЕВИНОЙ

(Ульяновск, 26—29 I 1993)

V. F. VOYTENKO. THE SECOND SCIENTIFIC READINGS IN THE MEMORY OF R. E. LEVINA (ULYANOVSK, 26—29 I 1993)

С 26 по 29 января 1993 г. в Ульяновском педагогическом институте проходили «Вторые научные чтения памяти Розы Ефимовны Левиной», приуроченные к 85-летию со дня рождения известного отечественного ботаника и эколога. Они были организованы под эгидой Научного совета по проблемам ботаники АН России и Российского ботанического общества.

Несмотря на смутное и сложное время (кризисные события в ряде республик ближнего зарубежья, а также финансовый паралич многих наших научных структур помешали приезду ученых из некоторых регионов), интерес к научному творчеству и личности Р. Е. Левиной остался устойчивым и значительным. В чтениях приняли участие более 80 человек: это соратники, коллеги, ученики и последователи ученого, ушедшего из жизни 6 лет назад. Были представлены крупнейшие научные центры России: Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (БИН), Всероссийский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР), Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова (МГУ), Московский педагогический государственный университет им. В. И. Ленина (МПГУ), Главный ботанический сад РАН (ГБС), Центральный сибирский ботанический сад СО РАН в Новосибирске (ЦСБС), Биолого-почвенный институт ДВО РАН во Владивостоке (БПИ), Институт биологии внутренних вод РАН в Борке (ИБВВ), Институт биологии РАН в Петрозаводске и другие учреждения.

В рамках чтений прошли 5 пленарных заседаний и 3 тематических симпозиума. Научное собрание открылось пленарным заседанием, носившим мемориальный характер: «Научное наследие Р. Е. Левиной в динамике современного научного поиска», на котором было прочитано 5 докладов. Все они были посвящены разным направлениям науки, в которых Р. Е. оставила наиболее значительный след.

В докладе В. Ф. Войтенко (Ульяновск, Педагогический институт) «Научные идеи и вклад Р. Е. Левиной в ботанику — попытка современного прочтения» были выбраны три направления из научного наследия, подвергнутые более детальному анализу. Это — классическая карпология (структура, типология, классификация и номенклатура плодов), карпоэкология (вопросы диссеминации плодов и семян в природе и расселения цветковых растений) и репродуктивная биология семенных растений, оригинальное направление, разработанное Р. Е. как целостное и стройное учение с анализом задач, методов и подходов исследования. Автором было показано, как отражаются труды Р. Е. Левиной на современных исследованиях, что нового сделано за последние годы по этим направлениям в отечественной и зарубежной науке.

А. П. Меликян (Москва, МГУ) в докладе «Некоторые современные аспекты репродуктивной биологии цветковых растений» акцентировал внимание на соотношении вегетативной и генеративной сфер в эволюции растительных организмов. Им было показано, что половой полиморфизм цветков, гетеростилия, гетероспермия, полиплоидия и апомиксис представляют собой различные стратегии повышения эволюционного разнообразия растений, а также способствуют повышению их жизненности на популяционно-видовом и фитоценотическом уровнях организации.

В докладе «О принципах классификации плодов» Э. С. Терехин (С.-Петербург, БИН) предложил вернуться к определению плода как преобразованной в процессе развития цветка завязи, отметив, что понимание плода как гинецея в целом привело карпологию к кризису. Он привел ряд аргументов в пользу создания эколого-морфологической классификации плодов. По его мнению, только структурно-функциональный анализ плодов может дать объективное отражение их многообразия и тенденций их эволюционных преобразований.

Острую дискуссию вызвал доклад А. П. Хохрякова (Москва, МГУ) «Жизненные формы плодов и семян». Он предложил расширить применение понятия «биоморфа», распространив его не только на вегетативную сферу растений, но и на дискретные генеративные структуры. Им была представлена классификация диаспор плодово-семянной природы, построенная по принципу нарастания свойств «биоморфности».

М. Г. Агаев (С.-Петербург, ВИР) в докладе «Расселение растений как эволюционный фактор» рассмотрел вклад Р. Е. Левиной в эту проблему и показал необходимость дальнейшей комплексной ее разработки, особенно ее эволюционных аспектов. Главное внимание было уделено характеристике процесса расселения как пускового механизма эволюции и основных элементов разрабатываемой автором оригинальной концепции миграционной эволюции растений.

С учетом широкого научного кругозора Р. Е. Левиной в области ботаники, ее постоянного интереса к наиболее важным и новым достижениям науки, стремления в своей педагогической деятельности быть чутким проводником между большой наукой и студенческой молодежью второе пленарное заседание было обозначено в программе широко — «Актуальные проблемы современной ботаники». На заседании было заслушано 5 докладов, открылось оно выступлением Т. Б. Батыгиной (С.-Петербург, БИН) на тему «Эмбриоидогения — новая категория размножения цветковых растений». К новой системе бесполой репродукции ею отнесены кливажная, нуцеллярная, интегументальная эмбриоидогения и отдельные формы псевдовивипарии. В основе этого типа размножения, по мнению автора, лежит высокая степень тотипотентности растительной клетки.

Экспериментальные доказательства существования двух форм гаплоидии — наследуемой и ненаследуемой — были приведены в докладе В. С. Тырнова (Саратов, Госуниверситет). В нем показано, что наследуемая форма в виде редуцированного партеногенеза может использоваться как промежуточная для синтеза нередуцированных апомиктов.

На этом заседании 2 доклада были прочитаны М. Г. Агаевым (С.-Петербург, ВИР). В первом докладе «Современная систематика и перспективы ее развития» докладчик показал, что современная систематика — это целая меганаука со сложной дисциплинарной структурой, осуществляющая все ныне известные общенаучные функции и обладающая колоссальными возможностями прогресса. Для обеспечения нового крупного прорыва в ее развитии следует организовать меж- и многодисциплинарные исследования и фундаментальные разработки общей синтетической теории вида. Во втором докладе «Популяционистика как структурная часть современной систематики» автор убеждал в том, что структурная популяционистика как составная часть систематики призвана заниматься изучением таксономического разнообразия на популяционном уровне, популяционной структурой видов, а также анализом эволюционно-таксономических закономерностей, поскольку таксоны представляют собой популяции, а популяции — это первичные объекты таксономической классификации.

В докладе А. Г. Сидорского (Арзамас, Педагогический институт) «Использование особенностей половой дифференциации растений в качестве биоиндикатора загрязнения водной среды и средства мониторинга за экологическим состоянием среды» на основе многолетних исследований сделан вывод о реальной возможности использования половой структуры водных макрофитов, и в частности стрелолиста обыкновенного, для установления степени качества загрязнения водоемов.

6 докладов, прочитанных на утреннем пленарном заседании второго дня работы, были объединены одной темой «Общие и теоретические вопросы морфологии растений». Заседание открылось докладом Л. М. Шафрановой (Москва, Государственный заочный педагогический институт) «О содержании понятия „орган“ применительно к растительному организму». С помощью сравнительного анализа понятия „органов“ у растений и животных, проведенного по морфологическим, морфофункциональным и морфогенетическим признакам, автор убедил участников заседания в том, что содержание понятия, сложившееся в ботанике, отражает специфику растений как модульных организмов.

А. К. Тимонин (Москва, МГУ) сделал доклад «О роли морфологической интеграции в эволюции высших растений». По его убеждению, проявления морфологической интеграции сопровождают возникновение крупных структурных новшеств типа араморфозов у растений и многие случаи возникновения псевдоциклических свойств. Применение к псевдоциклически сходным структурам понятия гомологии в оуэновском смысле приводит к парадоксу, решение которого еще предстоит найти.

Основная идея доклада Т. В. Кузнецовой (Москва, МГУ) состояла в выявлении принципов соответствия в двух разделах морфологии растений — в концепции «архитектурных моделей», объясняющей существующее разнообразие побеговых систем, и в морфологии соцветий. Поиск общих закономерностей иллюстрировался ею на примере двух крупных таксонов цветковых — вересковых и бобовых.

В докладе М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова (Батуми, Ботанический сад АН Грузии; Москва, МГУ), озаглавленном «Ритмы развития и генеративные побеги древесных растений влажных субтропиков Закавказья», была представлена классификация соцветиеносных побегов, включающая в себя 3 класса (терминальные, псевдотерминальные и латеральные), в каждом из которых выделяется по 3 подкласса (дициклические, пролептические и силлептические).

Способам ветвления корневищ папоротников и возможным модусам их морфологической эволюции был посвящен доклад Н. И. Шориной (Москва, МПГУ). На основе изучения экологической морфологии 22 видов папоротников ею показаны эволюционная примитивность филлогенного и продвинутость акрогенного типов ветвления.

В докладе О. В. Яковлевой (С.-Петербург, БИН) «Распределение и взаимоотношения слизевых клеток и белоксодержащих пластид у представителей разных систематических групп растений» было показано, что в ходе эволюции у высокоспециализированных систематических групп наблюдается перемещение слизевых клеток и белоксодержащих пластид из вегетативной сферы в репродуктивную.

5 докладов было заслушано на четвертом пленарном заседании «Репродуктивная биология растений: размножение, расселение, возобновление». В докладе А. С. Кашина и П. Г. Куприянова (Саратов, Госуниверситет) «Апомиксис как фактор эволюции покрытосеменных» предпринята попытка показать, что амфимиксис и мейотический рекомбиногенез неправомерно абсолютизированы в качестве источника или механизма реализации изменчивости надвидового уровня. По мнению авторов, в процессе эволюции видов

амфимиксис играет роль основного фактора, интегрирующего структуру вида, в то время как апомиктическая система размножения реализует основной потенциал надвидовой изменчивости.

В докладе М. Г. Николаевой (С.-Петербург, БИН) «Особенности прорастания семян разных таксонов голосеменных и покрытосеменных растений» был сделан анализ зависимости типа покоя и положения растений в филогенетической системе А. Л. Тахтаджяна. Автор, приводя данные о биологии семян, указала на желательность пересмотра положения в системе некоторых таксонов.

Т. А. Комарова (Владивосток, БПИ) в своем докладе рассмотрела вопрос, связанный с изменениями в составе, численности и структуре почвенных банков семян в ходе послепожарных сукцессий широколиственно-кедровых и темнохвойно-кедровых лесов Южного Сихотэ-Алиня.

В. Н. Егорова (Москва, МПГУ) на примере злаков пойменных ценозов р. Оки показала, что репродуктивная способность растений в процессе эволюционного становления формируется в определенных взаимосвязи и взаимообусловленности. При этом, как указывает автор, коррелятивный комплекс биоморфологических свойств бывает специфичен для каждого вида.

Какие тенденции имели место в изменении городской флоры Ульяновска и его окрестностей за последние 50 лет (со времени выхода работы Р. Е. Левиной и С. В. Голицына о городской ульяновской флоре) и какие факторы обусловили коренную ее перестройку, можно было узнать из доклада Н. С. Ракова (Ульяновск, Педагогический институт).

В третий день чтений прошли три секционных симпозиума. На одном из них, посвященном теме «Репродуктивная биология избранных таксонов», было представлено 12 устных и стендовых докладов. Они охватывали разные аспекты этой проблематики, но чаще всего — биологию и экологию цветения и опыления. Результатам антэкологических исследований и наблюдений 2 видов осота был посвящен доклад П. И. Заплатина (Пенза, Педагогический институт), *Vincetoxicum hirundinaris* — коллективный доклад М. Ю. Савицкого, М. В. Сафонова, А. К. Тимонина (Москва, МГУ), некоторых представителей гвоздичных — 2 доклада Н. П. Старшовой, Н. Н. Баранниковой и И. В. Крискович (Ульяновск, Педагогический институт), укропа — доклад Е. В. Семеновой и Л. И. Шатиловой (С.-Петербург, ВИР).

Другие аспекты репродуктивной биологии (эмбриональные процессы, семенная продуктивность, репродукция вегетативной массы) были рассмотрены в докладах С. В. Боронниковой и М. А. Матюшиной (Пермь, Госуниверситет) на примере колокольчиков, Н. Л. Колясниковой и Л. В. Новоселовой (Пермь, Госуниверситет) — на разных видах люцерны, В. Н. Егоровой (Москва, МПГУ) — на злаках, А. И. Драги (Сумы, СХИ) — на зверобое продырявленном, В. И. Троценко (Сумы, СХИ) — на душице обыкновенной.

Общий характер носили доклады Н. Х. Еналеевой (Саратов, Госуниверситет) «Макрогаметофит покрытосеменных как объект генетических исследований» и А. В. Масленникова (Москва, МГУ) «О некоторых тенденциях развития кальцефильной флоры центральной части Приволжской возвышенности».

В содержании всех докладов, заслушанных на этом симпозиуме, отчетливо прослеживалась прикладная направленность проводимых исследований, вызванная запросами селекции, семеноводства, агробиологии, луговодства, цветоводства, рационального природопользования, а также необходимостью заготовок лекарственного растительного сырья.

На симпозиуме «Плоды и семена как объект исследования в систематике, генетике и экологии» было заслушано 8 докладов.

В 2 докладах рассказано об эффективном использовании карпологического метода в систематике растений. В докладе К. С. Байкова (Новосибирск, ЦСБС) «Кладистический анализ плодов сибирских молочаев» были установлены гомологичные состояния карпологических признаков, направления их изменений, последовательность эволюционных событий, а также были определены родственные группы, их иерархия и внесены изменения в систему рода. Т. И. Кравцовой (С.-Петербург, БИН) было изучено формирование семенной кожуры, перикарпия и дополнительных покровов плода, образованных околоцветником, у видов рода *Urtica*. Скорость дифференцировки этих покровов, их гистогенез и анатомические структуры оказались видоспецифичными.

Интерес и дискуссию вызвал доклад С. И. Чубарова (С.-Петербург, БИН) о структурных основах плода типа зерновки. Л. Л. Еременко (Новосибирск, ЦСБС) были рассмотрены особенности проявления гетерокарпии у календулы лекарственной, а Е. Н. Ванидовской (Ульяновск, Педагогический институт) — у мари гибридной.

В докладе Т. С. Николаевской (Петрозаводск, Институт биологии КНЦ РАН) была прослежена динамика изменения морфологических признаков зерновки овсяницы луговой (окраска, структура поверхности, опушение, остистость и окраска нижней цветковой чешуи) на протяжении трех генераций в процессе индуцированного мутагенеза. По характеру варьирования и изменчивости признаков были установлены специфичность использования мутагенов и уровень полиморфизма экспериментальных линий.

Природа покоя семян *Vaccinium* и *Empetrum* была темой коллективного доклада Т. В. Далецкой, Е. Н. Поляковой, Е. А. Мазной и М. Г. Николаевой (С.-Петербург, БИН). Активность протонных насосов у проростков пшеницы разных биотопов рассматривалась в докладе И. С. Коняева и В. Н. Хрянина (Пенза, Педагогический институт).

На третьем симпозиуме «Структура вегетативных органов» было заслушано 7 докладов.

Р. П. Барыкиной и М. А. Гуленковой (Москва, МГУ и МПГУ) были предприняты попытки выявления природы филлокладия у представителей сем. *Asparagaceae* и высказаны представления о путях структурных преобразований исходных для них побегов. В докладе М. А. Гуленковой и Т. А. Дмитриевой (Москва, МПГУ и Российский педагогический университет им. Н. К. Крупской) обращено внимание на симподиальное нарастание скелетных корней и разнообразие корневых систем у 10—15-летних растений *Acer platanoides*.

В коллективном докладе Л. В. Озеровой, М. Б. Мостовского, А. А. Черкашина и А. К. Тимонина (Москва, ГБС и МГУ) «Параллельное возникновение унифациальных листьев в разных секциях рода *Senecio*» сделан вывод о том, что филлодизация листьев непосредственно не связана с выработкой унифациальности, но она является ее непременным условием.

Эволюционным взаимоотношениям «архитектурных моделей» на примере горечавок посвятила доклад И. П. Захарова (Ярославль, Педагогический институт). Ею показано, что переход от одной модели к другой связан в основном с изменениями структуры побегов и темпов их развития в малом жизненном цикле. Об особенностях развития сусака зонтичного в первый год жизни можно было узнать из доклада А. Г. Лапирова и Б. А. Трусова (Борок, ИБВВ). В докладе Е. Ф. Марковской (Петрозаводск, Институт биологии КНЦ РАН) был освещен вопрос об индетерминантном типе роста лианы и системах, его обеспечивающих.

В несколько обособленном докладе зоолога М. Б. Мостовского (Москва, МГУ) «Теория псевдоциклической эволюции и эйдетическая реальность Платона» сделана попытка установить единые закономерности в эволюции морфологических структур у высших растений, насекомых и в развитии идей, отраженных в смене стилей в древнерусской храмовой архитектуре.

На заключительном пленарном заседании был подведен итог в работе чтений. В целом было представлено 48 докладов. Кураторы симпозиумов М. Г. Агаев, М. Т. Мазуренко, Л. Л. Еременко и А. П. Хохряков подытожили их работу. Широким обменом мнений по всем затронутым в чтениях вопросам закончилась эта научная встреча, еще раз высветив важное значение и плодотворность идей и трудов Р. Е. Левиной для развития и прогресса отечественной ботаники.

Оргкомитет предполагает опубликовать материалы научных чтений отдельным изданием.

В. Ф. Войтенко

Ульяновский педагогический институт

Получено 5 II 1993

В РОССИЙСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.315 : 006.3 (571.6)
© 1993

ПРИМОРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РОССИЙСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 1992 ГОДУ

Lar. N. VASILYEVA. THE PRIMORYE BRANCH OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY IN 1992

В 1992 г. члены Приморского отделения провели 7 собраний, на которых заслушали 9 докладов и сообщений.

А. Н. Киселев (Тихоокеанский институт географии) сделал доклад на тему «Высокогорная растительность южного Приморья». Под высокогорной растительностью докладчик понимает те типы растительности или их сочетания, элементы которых через морфолого-экологические признаки отражают процесс приспособительных реакций к действию универсальных факторов среды со своими характерными значениями, проявляющимися в верхних частях гор, а положение нижней границы является в общем случае функцией широты. Высокогорные леса начинаются там, где реакция лесных сообществ и отдельных видов на изменение физико-географических условий в высотном направлении сказывается по многим показателям и в значительной степени.

Существуют очень противоречивые мнения о ботанико-географической границе между южным и средним Сихотэ-Алинем. По полученным данным, граница проходит так, что энидемичный для Сихотэ-Алиня род *Microbiota* оказывается южнее этого предела. При изучении динамики верхней границы леса было выяснено, что влиянием моря определяется ее положение. При сохранении климатического режима структура верхних поясов не претерпевает существенных изменений. К ведущим факторам пространственной дифференциации растительности относятся высота над уровнем моря, экспозиция и мезорельеф, определяющий специфику ветрового режима.

Т. А. Москалюк (Горно-таежная станция) выступила с докладом «Особенности экологии и биологии чозении толокнянколистной и перспективы ее интродукции». Чозения толокнянколистная — это восточноазиатский эндемик, имеющий большую протяженность ареала с севера на юг, дальше всех пород распространяющийся на север и формирующий там чистые леса, иногда в смеси с тополем и лиственницей. Считалось, что чозения перспективна для интродукции, так как не требовательна к почвам, устойчива к перепадам температур и влажности, бытро растет, обильно и ежегодно плодоносит, исключительно декоративна. Однако чозения совершенно не укореняется черенками и не образует придаточных корней, нуждается в хорошем дренаже, ее семена быстро теряют всхожесть. Чозениевые рощи распадаются в возрасте примерно 70 лет, так как в них нет подроста, возобновление может происходить только на открытых местах, на узкой полосе галечниковых обнажений, у кромки воды. Интродукция, по-видимому, возможна, если поставить ящики с гравием в местах рассеивания семян.

Н. Б. Верховская (Биолого-почвенный институт, БПИ) изложила результаты своих исследований в докладе «О времени появления амброзии в Приморье».

Амброзия, особенно амброзия полыннолистная, — злостный карантинный сорняк, который не только наносит большой ущерб сельскому хозяйству, но и вызывает во время цветения массовые аллергические заболевания. Предполагалось, что амброзия была занесена в Приморский край сравнительно недавно. Однако в связи с энтомологическими исследованиями появились сомнения в том, что амброзия попала в этот район именно тогда, когда ее обнаружили, т. е. в 60-годы. Например, здесь найдено 7 видов насекомых их 3 семейств, которые питаются исключительно амброзией. Некоторые исследователи считают, что наличие хорошо адаптированных фитофагов на каком-то растении является показателем продолжительного существования этого растения на определенной территории.

Докладчиком были изучены разрезы, вскрывшие древние культурные слои в местах древних поселений в Приморье. В наиболее древнем из них (2-е тысячелетие до н. э.) спорово-пыльцевые спектры показали наличие пыльцы амброзии в массовом количестве, чего не было в более молодых поселениях (1-е тысячелетие до н. э. и раннее средневековье). Это позволяет предположить, что уже минимум 3 тыс. лет назад на территории Приморья произрастала амброзия. Этот неожиданный вывод чрезвычайно заинтриговал слушателей, в связи с чем возникла оживленная дискуссия.

Э. В. Бойко (Тихоокеанский институт биоорганической химии) сделала доклад на тему «Ультраструктура и анатомическое строение семянок сложноцветных (триба *Astereae*)». В последнее время признаки семянок все чаще привлекаются для разграничения родов в семействе сложноцветных. Изучение морфологии семянок, ультраструктуры их поверхности (с помощью электронно-сканирующего микроскопа), а также анатомического строения позволяет выделить несколько групп. Одну из них образуют большинство видов рода *Aster*, хотя некоторые виды, помещенные сейчас в этот род, отличаются по строению семянок (*A. sibiricus*,) *A. scaber*, *A. glehnii* и др.) Напротив, представители рода *Heteropappus* ничем не отличаются в этом отношении от *Aster*, их невозможно выделить по этому признаку в отдельный род. Возможно также, что *Turczaninowia fastigiata* не является самостоятельным родом, а относится к роду *Aster*. Достаточно хорошо выделяется группа, в которую входят виды рода *Erigeron*, за исключением *E. peregrinus*; последний некоторыми исследователями помещается в род *Aster*, а, по данным докладчика, он вообще оказывается ближе всего к роду *Eupatorium*. Очень характерные черты имеются у *Solidago*, относящегося к особой подтрибе. Своеобразное строение семянок наблюдается в родах *Callistephus* и *Grindelia*.

В целом практически каждый вид имеет какие-то особенности в строении семянок. Докладчик считает, что проведенная работа позволяет внести некоторые систематические изменения в объем родов *Aster* и *Erigeron*, а также изменить ранг некоторых мелких родов, благодаря чему род *Aster* значительно укрупнится.

П. В. Крестов и Н. А. Крупянко (БПИ) выступили с докладом на тему «Эколого-фитоценотическая характеристика и редкие сообщества лесной растительности среднего течения реки Большая Уссурка». На горных склонах различных экспозиций доминируют широколиственно-кедровые леса с участием сосны корейской, ели аянской и широколиственных пород. В долинах распространены широколиственные леса из ясеня маньчжурского, ильма японского и тополя Максимовича. По распадкам и узким приручьевым долинам с выраженной инверсией температур отмечены ельники и лиственничники.

Отмечены некоторые особенности распределения растительности по элементам мезорельефа. Проведена ординация ассоциаций, серий и биоморфоциклов на эдафической сетке. Особое внимание в докладе было уделено редким сообществам. Несмотря на резкое сокращение площадей кедрово-широколиственных лесов и нивелирование их разнообразия, в изученном районе наблюдается большая концентрация редких сообществ. Рассмотрены вопросы уровня редкости сообщества. Критериями служили реликтовость и редкость растений, нетрадиционные сочетания, специфические элементы. По этим критериям выделены 3 редких сообщества — кедровник с березой и тисом папоротниковый, кедровник с ясенем и елью криптограммовый, лиственничник сфагново-бруснично-багульниковый. Рекомендована их охрана.

Дважды на заседаниях Приморского отделения РБО выступали с докладами гости из Японии.

Д-р Ючи Кадота (Национальный научный музей, Цукуба) выступил с докладом «Альпийская флора Японии и Гималаев, особенно лютиковых и сложноцветных». Охарактеризована растительность Японии, которая на севере напоминает таковую окр. г. Владивостока, а на юге становится субтропической. В альпийской флоре Японии выделено четыре элемента — арктический и циркумполярный, северо-восточноазиатский, японо-гималайский и японо-филиппинский. На одной горе можно увидеть все типы географических элементов. Флора в горах очень сложная.

Докладчик подробно охарактеризовал растительность и флористические особенности отдельных высоких гор (например, Яри, Фудзи и др.). В альпийском поясе везде доминирует *Pinus pumila*. Сходный ареал имеют *Rhododendron aureum* и *Dicentra peregrina*. Среди редких растений названы *Linnaea borealis, Dryas octopetala, Saxifraga cernua, Allium schoenoprasum* и др. *Ranunculus pygmaeus*, встречающийся также на Камчатке и Курильских о-вах, найден только на склоне одной горы в Японии и считается реликтом. Упомянуты также многие другие виды растений, среди них эндемики Японии и Гималаев. Доклад сопровождается показом слайдов.

Д-р Сусуму Окитсу (Университет Тиба) выступил с докладом «О лесной растительности Хоккайдо (северная Япония)». Особое внимание уделялось экологии *Pinus pumila* (на хр. Тайсецу) как важнейшего доминанта субальпийского пояса Северо-Восточной Азии. В общих чертах изложены ботанико-географические закономерности распределения лесной растительности. На о-ве Хоккайдо отчетливо выделяются 4 лесные зоны (пояса) — леса из *Fagus crenata*, смешанные леса, хвойные леса и леса из *Betula ermanii*. Докладчик охарактеризовал каждую зону, обратив особое внимание на породы-доминанты. Доклад сопровождался демонстрацией слайдов, картосхем и графиков.

Н. С. Пробатова (БПИ) представила информацию о Всесоюзном совещании «Систематика и эволюция злаков» (г. Краснодар, 10—14 сентября 1991 г.). В нашей стране это первый опыт проведения такого совещания, посвященного одной группе растений. Оно было организовано на базе Кубанского государственного университета. На совещании обсуждались общие проблемы происхождения, эволюции и систематики злаков; морфология, анатомия и эмбриология в связи с систематикой и эволюцией; ботанико-географические и экологические аспекты эволюции; проблемы охраны редких видов; кариосистематика и эволюция; молекулярные, биохимические и физилогические аспекты эволюции; систематика и эволюция отдельных таксонов злаков.

В. Е. Васьковский (Институт биологии моря) поделился впечатлениями о поездке в г. Сан-Диего (США).

45-е Комаровские чтения проведены 29 января 1993 г. совместно с Приморским объединенным государственным музеем им. В. К. Арсеньева. Были заслушаны следующие доклады: 1) «Задачи и перспективы создания Приморского краевого музея природы» (Л. Г. Мирошниченко); 2) «Экологические особенности лесообразующих пород и лесных сообществ Приморского края» (Б. С. Петропавловский); 3) «Обзор семейства Яснотковых российского Дальнего Востока» (Н. С. Пробатова); 4) «Палиноморфологическое исследование представителей трибы Горцовых (семейство Гречиховые) флоры российского Дальнего Востока» (Л. М. Борзова); 5) «Первые впечатления о флоре Ханкайского заповедника (Приморский край)» (В. Ю. Баркалов, И. Б. Вышин, С. С. Харкевич).

Лар. Н. Васильева

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 22 I 1993

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

The Botanical Journal is the edition of the Russian Botanical Society. Its main task is to give a correct interpretation of the most important theoretical and methodological trends in modern botany evolution. Articles of Russian and foreign authors are published in the Botanical Journal. They are published in Russian and in English. The instructions to authors are also presented.

«Ботанический журнал» является печатным органом Российского ботанического общества и ставит своей основной задачей освещение важнейших теоретических и методологических направлений развития современной ботаники.

Журнал включает в себя следующие разделы.

Обзорные статьи.

Оригинальные статьи.

Сообщения.

Систематические обзоры и новые таксоны.

Флористические находки.

Охрана растительного мира.

Методика ботанических исследований.

Числа хромосом.

Потери науки.

Критика и библиография.

Хроника.

В Российском ботаническом обществе (информация о деятельности РБО).

Письма в редакцию.

В Ботаническом журнале печатаются статьи российских (как правило, членов РБО) и иностранных авторов, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные и теоретические выводы. Статьи публикуются на русском или английском языке. К статье должно быть приложено заявление, в котором необходимо указать:

а) фамилию, имя, отчество (полностью) автора (авторов);
б) членство в РБО (номер членского билета);
в) специальность, ученую степень и звание;
г) адрес и телефон;
д) если авторов несколько, указать, с кем из них вести переписку.

Примечание. Статьи аспирантов и стажеров должны иметь отзывы руководителей.

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными далее правилами.

1. В редакцию представлять 2 экземпляра статьи, напечатанной через 2 интервала лентой средней жирности.

2. Объем статей не должен превышать: для обзорных — 25 страниц маш. текста; для оригинальных статей — 22; для сообщений — 15; для статей, поме-

щаемых в разделы «Критика и библиография», «Юбилеи и даты», «Потери науки», «В Российском ботаническом обществе» и «Хроника», — не более 5—6 стр. В этот объем входят таблицы, литература и подписи под рисунками (текстовыми и вклейками; число последних — не более 2). Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

3. Статьи должны быть правильно оформлены.

А. Общий порядок расположения частей статьи

1. УДК.
2. И. О., фамилия автора.
3. Название статьи.
4. И. О., фамилия автора и название статьи на англ. яз.
5. Аннотация (не более 15 строк м. п.).
6. Собственно текст статьи. [Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы].

Примечание. Статьи, публикуемых в разделе «Систематические обзоры и новые таксоны», должны иметь русские тексты описаний новых таксонов. Публикация материалов о новых таксонах (видах и внутривидовых таксонах) будет осуществляться только при присылке типа или изотипа этих таксонов.

В соответствии с рекомендацией Международного ботанического кодекса тип (для новых таксонов) указывается после диагноза или описания.

7. Список литературы (с новой страницы).
8. Наименование учреждения, в котором была выполнена работа, и город, где оно находится.
9. Подпись автора (авторов).
10. Подписи к рисункам и таблицам-вклейкам (на отдельной странице).
11. Резюме на англ. яз.[1] (на отдельной странице).

Б. Оформление текста

1. Вся разметка в статье, а именно выделение курсива, разрядки и т. п. делается от руки карандашом. Курсив в статье выделяют волнистой линией снизу, разрядку — штриховой линией снизу. Римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской цифры 1 и букв П и Ш; обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания (принята сквозная нумерация сносок в тексте статьи); в десятичных дробях ставить точки после целых чисел; точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если цифры даются столбцами, то при повторении не ставить кавычек, а повторить цифры.

В сомнительных случаях обязательно следует отмечать строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные — двумя черточками снизу (например, $\underline{\underline{\text{О}}}$ — прописная буква, $\overline{\overline{\text{о}}}$ — строчная буква, 0 — нуль не подчеркивать; 3 — цифра три, $\underline{\underline{\text{З}}}$ — прописная буква).

Все особые значки, а также буквы греческого и других алфавитов необходимо пояснять на полях.

2. Рисунки и текстовые таблицы следует нумеровать арабскими цифрами в порядке первого упоминания и писать сокращенно: рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 в круглых скобках или в общем контексте, на полях статьи делать разметку расстановки рисунков и таблиц (рис. 1, табл. 2 и т. д.).

---

[1] Если статья будет публиковаться на англ. яз., то пп. 2, 3, 5—10 должны быть представлены на англ. яз., пп. 4, 11 — на русском.

Фотографии, помещаемые в тексте, обозначаются как рисунки; помещаемые на вклейках — как таблицы-вклейки, которые следует нумеровать римскими цифрами (табл. I, табл. II и т. д.) и так же писать в тексте (в подписях — таблица I).

Если рисунок один или таблица одна, то в тексте писать: см. рисунок, см. таблицу (если таблица текстовая), см. таблицу-вклейку (если это вклейка).

3. Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть напечатаны на машинке; авторов таксонов следует указывать один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи.

Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам (это не касается понимания границ таксонов).

4. В таксономических статьях при названии видов и их синонимов следует приводить только первоисточники и крайне необходимую для раскрытия темы статьи литературу.

5. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (БИН), повторно: БИН, в лабораториях БИН и т. п.

6. Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании. При первом упоминании в тексте приводятся инициалы автора, при повторном инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев).

7. Ссылки на литературу даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «указывал еще В. Л. Комаров (1909)», 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «как прежде указывалось (Комаров, 1909)», 3) в случае указания страниц: (Комаров, 1909 : 8—11). Для иностранных работ: «указывал еще A. Engler (1909)» или «как прежде указывалось (Engler, 1909)».

Ссылки на работы располагаются в хронологическом порядке опубликования, например: (Schnaft, 1931; Carniel, 1961; Батыгина и др., 1963; Романов, 1966; Сравнительная..., 1990). Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точном цитировании литературных источников (в кавычках) указание страниц источника обязательно.

В. Оформление «Списка литературы»

Список литературы печатается на машинке на отдельном листе и дается под заголовком «Список литературы» (каждая литературная ссылка начинается с абзаца).

Литература в списке располагается так: сначала приводятся в порядке русского алфавита работы, опубликованные на русском, украинском и других языках (кириллицей); затем в порядке латинского алфавита — работы, напечатанные на английском, французском и других языках (латиницей). Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ; инициалы автора (или авторов) ставятся после фамилии; если приводится несколько работ одного автора, опубликованных в одном году, то в списке литературы и в тексте рядом с годом следует ставить буквы в алфавитном порядке: (1990а, б) — для отечественных работ и (1960a, b) — для иностранных.

Для журнальных статей последовательно приводятся фамилия автора, инициалы, заглавие статьи, название журнала (в принятом сокращении), год, том, выпуск (или номер) (арабскими цифрами), страницы (первая, последняя).

Например:

Котухов Ю. А. Новые виды рода *Elymus* (*Poaceae*) из Восточного Казахстана // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 89—93.

Hedge I. C., Lamond J. M. Studies in the flora Afghanistan. VII // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1968. Vol. 28. N 2. P. 89—161.

Для книг приводятся фамилия автора, инициалы, полное название книги, место издания (город), год, общее число страниц.

Например:

Щенников А. П. Введение в геоботанику. Л.:, 1964. 448 с.

Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. 2 ed. N. Y., 1988. 555 p.

Ссылки на отдельные статьи из Трудов, Тезисов и коллективных монографий даются так:

Пылаев И. Г., Тяк Г. В., Шутов В. В. Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР. Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников». Петрозаводск, 1980. С. 139—141.

Диссертационные неопубликованные работы приводятся в списке следующим образом:

Аветисян Е. М. Палинология надпорядка *Campanulaneae*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук АН АрмССР. Ереван, 1988. 34 с.

Г. Оформление текстовых таблиц

Все текстовые таблицы должны иметь заголовки и, если их больше одной, порядковый номер, который ставится над заголовком таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, причем слово «таблица» сокращается (табл. 2).

Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в «Примечании», расположенном под ней.

Д. Оформление иллюстраций

Формат иллюстраций должен быть таким, чтобы при их воспроизведении не требовалось уменьшения более чем в 3 раза. На обратной стороне каждой иллюстрации следует указать простым мягким карандашом, без продавливания: а) фамилию автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка), г) верх и низ.

Штриховые рисунки должны быть сделаны черной тушью на кальке или на плотной белой бумаге, а все обозначения — только на втором экземпляре.

Фотоснимки представляются в 2 экземплярах, они должны быть контрастными, отпечатанными на гладкой (не сатинированной) бумаге с накатом, черно-белые. Обозначения на лицевой стороне фотографии следует делать только на одном экземпляре.

Рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей; все условные обозначения должны быть объяснены в подписи к нему или в тексте. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п.

нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, а содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте.

В подписи к рисунку указывается, что приведено на оси абсцисс и что на оси ординат.

Редакция посылает автору оттиск набранной статьи, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно выслана в редакцию. Неполучение или несвоевременное получение авторской правки не приостанавливает печатания статьи. Изменения и дополнения против оригинала не допускаются, должны быть исправлены только опечатки.

Статьи, представленные с несоблюдением «Правил», будут возвращаться авторам.

Редакция высылает автору 5 экземпляров оттисков опубликованной статьи.

CONTENTS

Page

Portenier N. N. The geographical analysis of flora of the Cherek Bezengiyskiy river basin (Central Caucasus). II. Geographical elements 1
Shamrov I. I., Anisimova G. M. The development of ovule and seed in *Juncus filiformis* (*Juncaceae*) 18
Akatov V. V. Spotted distribution of the alpine plants in the Western Caucasus 34

COMMUNICATIONS 45

Lapirov A. G., Trusov B. A. Ontogenesis of *Butomus umbellatus* (*Butomaceae*). The development of the seeds in first year 45
Kotlov Yu. V. The role of lichens in vegetation cover formation of the Upper Kolyma highland . 54
Chernyadieva I. V. Leafy mosses in middle current of Sebayakha river (Central Jamal) 58

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 73

Sennikov A. N. Species of the section *Hirtella* of the genus *Hypericum* (*Hypericaceae*) in the countries of the CTS and Georgia 73
Yurtsev B. A. New taxa of the genus *Potentilla* (*Rosaceae*) from Arctic Alaska 78

FLORISTIC FINDINGS 88

Volotovsky K. A., Kuznetsova L. V. Floristic findings in the Aldan highland and Tokinsky Stanovik range 88

CHROMOSOME NUMBERS 93

Daushkevich Yu. V., Vasil'eva M. G., Pimenov M. G. Chromosome numbers and their variation in some *Bupleurum* species (*Umbelliferae*) 93

OBITUARIES 101

Fayzullina S. Ya. In the memory of Alexandr Konstantinovich Denisov (20 IX 1913—22 I 1991) 101

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 109

Ikonnikov S. S., Cherepanov S. K. Evgenia Georgievna Pobedimova (to the 20-th anniversary from her) 109
Manoylenko K. V. Vladimir Nikolaevich Lubimenko (to the 120-th anniversary from his birth) . 116

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 124

Mirkin B. M., Naumova L. G. (*A review*). Research in progress at the Institute of Ecological Botany, Uppsala University, 1989—1992. Uppsala, 1992 124

CHRONICLE 128

Voytenko V. F. The second scientific readings in the memory of R. E. Levina (Ulyanovsk, 26—29 I 1993) 128

IN THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY 134

Vasilyeva Lar. N. The Primorye branch of the Russian Botanical Society in 1992 134
Rules for the authors 138

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Портениер Н. Н. Географический анализ флоры бассейна реки Черек Безенгийский (Центральный Кавказ). II. Географические элементы 1
Шамров И. И., Анисимова Г. М. Развитие семязачатка и семени у *Juncus filiformis* (*Juncaceae*) 18
Акатов В. В. Пятнистое распределение альпийских растений Западного Кавказа 34

СООБЩЕНИЯ 45

Лапиров А. Г., Трусов Б. А. Онтогенез *Butomus umbellatus* (*Butomaceae*). Развитие из семян в первый год жизни 45
Котлов Ю. В. Роль лишайников в сложении растительного покрова Верхнеколымского нагорья 54
Чернядьева И. В. Листостебельные мхи среднего течения реки Сэбаяхи (Центральный Ямал) 58

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 73

Сенников А. Н. Виды секции *Hirtella* рода *Hypericum* (*Hypericaceae*) в странах СНГ и Грузии 73
Юрцев Б. А. Новые таксоны рода *Potentilla* (*Rosaceae*) с арктической Аляски 78

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 88

Волотовский К. А., Кузнецова Л. В. Флористические находки на Алданском нагорье и хребте Токинский Становик 88

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 93

Даушкевич Ю. В., Васильева М. Г., Пименов М. Г. Хромосомные числа и их изменчивость у некоторых видов *Bupleurum* (*Umbelliferae*) 93

ПОТЕРИ НАУКИ 101

Файзуллина С. Я. Памяти Александра Константиновича Денисова (20 IX 1913—22 I 1991) 101

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 109

Иконников С. С., Черепанов С. К. Евгения Георгиевна Победимова (к 20-летию со дня смерти) 109
Манойленко К. В. Владимир Николаевич Любименко (к 120-летию со дня рождения) . . . 116

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 124

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. (*Рецензия*). Развитие исследований в Институте экологической ботаники Уппсальского университета, 1989—1992 / Под ред. М. Диекманна, Е. Сьёгрена и М. Сикеса. 1992 124

ХРОНИКА 128

Войтенко В. Ф. Вторые научные чтения памяти Р. Е. Левиной (Ульяновск, 26—29 I 1993) 128

В РОССИЙСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 134

Васильева Лар. Н. Приморское отделение Российского ботанического общества в 1992 году 134
Правила для авторов 138

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал. 1993. Т. 78. № 11.*